Sinnesphysiologische und psychologische Untersuchungen an der Trichterspinne Agelena labyrinthica (Cl.)

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde
der Hohen Philosophischen Fakultät II. Sektion
der Universität Bern

vorgelegt von

Max Bartels
aus Soekaboemi (Java)

Von der Philosophischen Fakultät II auf Antrag des Herrn Professor Baltzer angenommen.

Bern, den 6. Juni 1929. Der Dekan: H. Greinacher

(Sonderabdruck aus
„Zeitschrift für vergleichende Physiologie". Bd. 10 Heft 4)

Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin
1929

Diss. Bern
1929.

*19635

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung 528
Erster Teil: Die Orientierung der Trichterspinne *Agelena labyrinthica* (Cl.) im Netz 529
Problemstellung und Übersicht über den bisherigen Stand des Wissens . . 529
Haltung der Versuchstiere 530
Das Verhalten der Spinne unter natürlichen Bedingungen 533
I. Experimente über Orientierung nach optischen Wegweisern 534
1. Nachweis des Vorhandenseins einer indirekten optischen Orientierung 534
Reihe A. Drehversuche bei normaler (Tageslicht-)Beleuchtung . . . 534
Reihe B. Versuche an Spinnen mit funktionstüchtigen Augen in einem optisch gleichwandigen Raum mit Deckenbeleuchtung 537
Reihe C. Experimente an „geblendeten" Spinnen 540
2. Versuch einer Analyse des Mechanismus der optischen Orientierung der Trichterspinne 541
Reihe D. Experimente mit Drehung des Kastens bei stabil bleibender künstlicher Lichtquelle 541
Reihe E. Versuche mit Vertauschung der Lichtquelle bei unveränderter Lage des Kastens 543
Reihe F. Orientierung nach größeren Gegenständen der Netzumgebung 548
A. Versuche mit einem weißen Schirm 550
B. Versuche mit einem schwarzen Schirm 553
Reihe G. Versuche über die für das Zustandekommen einer optischen Orientierung nötige Zeit 558
Reihe H. Versuche zur Bestimmung der Reizschwelle bei der Reaktion auf Licht 560
3. Einige Betrachtungen über die optischen Leistungen der *Agelena* . . 565
4. Die optische Orientierung der Spinne im Freien 566
II. Experimente über Orientierung nach anderen als optischen Merkmalen 566
1. Orientierung nach der Schwerkraft auf Grund „barästhetischer" Reize 567
A. Kippversuche unter Ausschluß optischer Orientierung 569
B. Kippversuche bei Vorhandensein einer optischen Orientierungsmöglichkeit 571
2. „Winkelsinn" und Tastsinn. 572

Seite
Der Orientierungsmechanismus der Spinne im Freien 575
Orientierung bei Tag 576
Orientierung bei Nacht 576
Zweiter Teil: Ortsgedächtnis bei *Tegenaria domestica* (Cl.) und *Agelena labyrinthica* (Cl.) 576
A. Ortsgedächtnis beim Wiederfinden des Schlupfwinkels 576
B. Ortsgedächtnis beim Wiederfinden einer im Netz liegengelassenen Beute 577
Versuche 578
C. Zahl der Suchexkursionen und Dauer der Suchreaktion 587
D. Störung des Ortsgedächtnisses durch bestimmte Zwischenhandlungen 588
a) Die Spinne wird durch eine übers Netz schwirrende Fliege gestört . 588
b) Die Spinne wird von einer angebundenen Fliege fortgelockt . . 588
E. Zusammenfassung der Gedächtnisversuche 590
Allgemeine Zusammenfassung 591

Einleitung.

Vorliegende Arbeit wurde auf Anregung und unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. F. Baltzer im Zoologischen Institut Bern ausgeführt.

Es war ursprünglich meine Aufgabe, Baltzers Experimente über den chemischen Sinn der Netzspinnen, über die in den „Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Bern“ (1923) berichtet wurde, weiterzuführen. Die Hauptaufgabe, den Sitz und die Qualität der Chemorezeptoren zu bestimmen, konnte nicht gelöst werden. Hingegen gelang es, das Vorhandensein einer Geschmacksempfindung mit Sicherheit festzustellen. Die gewonnenen Resultate sollen in der „Revue Suisse de Zoologie“ zusammen mit einigen Untersuchungen über den Freßmechanismus veröffentlicht werden.

Bei den Experimenten über den chemischen Sinn machte ich die Beobachtung, daß eine Hausspinne (*Tegenaria domestica*) auf *geradem* Wege zu einer von ihr draußen im Netz liegengelassenen Beute vom Schlupfwinkel aus zurückkehrte. Diese Beobachtung lieferte den Ausgangspunkt zu einer Reihe von Versuchen über die Orientierung im Netz und über psychische Leistungen der Trichterspinne *Agelena labyrinthica*, die sich für derartige Versuche als ganz besonders geeignet erwies.

Diese Untersuchungen, die sich in der Hauptsache auf dem von Herrn Prof. Baltzer vorgeschlagenen „Drehexperiment“ aufbauen, sind in der vorliegenden Arbeit geschildert. Sie wurden während der Jahre 1927 und 1928 ausgeführt.

Es drängt mich, an dieser Stelle in Dankbarkeit der Stunden zu gedenken, die ich gemeinsam mit meinem verehrten Lehrer in anregendster Zusammenarbeit verbringen durfte. Ihm in erster Linie verdankt diese Arbeit ihre Form.

Dank schulde ich ferner Herrn Prof. Dr. F. Baumann, der meinen

Experimenten während der ganzen Versuchszeit lebhaftes Interesse entgegenbrachte und den Herren Prof. Dr. H. Greinacher und Dr. W. Rieder vom physikalischen Institut der Universität Bern, die mir bei den Messungen der Lichtstärke in freundlichster Weise behilflich waren. Ganz besonderen Dank muß ich schließlich Herrn W. Indinger, Abwart des Zoologischen Institutes aussprechen, der mir bei der Einrichtung meiner Versuchsanordnungen stets bereitwilligst zur Seite stand.

Erster Teil: Die Orientierung der Trichterspinne Agelena labyrinthica (Cl.) im Netz.

Problemstellung und Übersicht über den bisherigen Stand des Wissens.

Wir müssen bei den Spinnen, nach ihrer Lebensweise, zwischen *Lauf-* und *Netzspinnen* unterscheiden. Erstere führen ein unstetes Dasein, während das Leben der Netzspinnen an ein je nach der Gattung oder Art verschieden beschaffenes Gespinst gebunden ist, das in den Dienst des Nahrungserwerbes tritt.

Nach dieser verschiedenen Lebensweise ist auch ein verschiedener Orientierungsmechanismus zu erwarten.

Laufspinnen: aus den älteren Versuchen der Peckhams (1894) ist bekannt, daß die Springspinnen (Salticiden) einen guten Gesichtssinn besitzen und aus Experimenten von Homann (1928, S. 254) geht hervor, daß dieser Gesichtssinn auch *bei der Raumorientierung* dieser Tiere eine sehr wichtige Rolle spielt. Tiere, denen Homann die Hauptaugen mit Wachs überklebt hatte, kletterten nur noch schwer. Ihre Fähigkeit ein bestimmtes Ziel im Raum durch Springen zu erreichen, war stark herabgesetzt. Sie sprangen nur noch selten; wurden sie gewaltsam zu dieser Fortbewegungsart veranlaßt, so führten sie steil nach oben gerichtete Sprünge aus und kamen auf diese Weise kaum vorwärts.

Bei der Betrachtung des Orientierungsmechanismus der Netzspinnen muß unterschieden werden zwischen *Orientierung im Netz* und *Orientierung außerhalb des Netzes*. In dieser Arbeit soll aber nur von der Orientierung im Netz die Rede sein.

Beobachtet man die Netzspinnen bei ihrem Fanggeschäft, so sieht man, daß sowohl der Hinweg zu einer ins Netz geratenen Beute, wie auch der Rückweg zum Lauerplatz in der Regel *fast geradlinig* verläuft. *Diese Geradlinigkeit der Wege beweist, daß die Spinne über einen bestimmten Orientierungsmechanismus verfügen muß.* Auf dem *Hinweg* richtet sie sich, wie von den Radnetzspinnen seit langem bekannt und durch Grünbaum neuerdings eingehend untersucht worden ist, in erster Linie nach den von dem Beutetier verursachten Erschütterungen. Die Bedeutung von Vibrationsreizen und die Bedeutungslosigkeit von optischen Reizen für das Auffinden der lebenden Beute zeigen unter anderen klar Baltzers Versuche an der Kreuzspinne. Baltzer (1923, S. 4) zeigte, daß

diese Tiere ihre Beute auch im Dunkeln mit großer Sicherheit zu finden wissen[1]. Der gerade Weg ist hier also durch die Fähigkeit der Spinne bedingt, das Zentrum der Erschütterungen genau zu lokalisieren. Anders beim *Rückweg zum Lauerplatz.* Erschütterungsreize kommen als Wegweiser für diesen Fall natürlich nicht in Frage. Es gibt hier zwei Möglichkeiten: entweder die Spinne nimmt das erstrebte Ziel (den Schlupfwinkel) direkt wahr, oder sie richtet sich nach bestimmten, vom Ziel sinnlich getrennten Wegmarken. *Der Analyse dieses von Erschütterungsreizen unabhängigen Orientierungsmechanismus, über den bisher nichts bekannt war, sind die im folgenden zu besprechenden Versuche gewidmet.* Sie haben zu einer ziemlich umfangreichen Aufklärung der nicht-vibratorischen Orientierungsmittel der *Agelena* geführt.

Haltung der Versuchstiere.

Zu den in dieser Arbeit geschilderten Experimenten wurden ausschließlich weibliche Tiere benutzt, da diese bedeutend langlebiger sind wie die Männchen. Einige meiner Tiere standen kurz vor der letzten Häutung, als ich mit ihnen zu experimentieren anfing, die übrigen wurden als erwachsene Tiere eingefangen. Die noch nicht erwachsenen Tiere eignen sich ebensogut zu Versuchszwecken wie erwachsene und zweifellos wird es sich auch mit jüngeren als die jüngsten von mir verwendeten Tieren gut experimentieren lassen. Auf alle Fälle empfiehlt es sich, die benötigten Tiere einzufangen, bevor sie ihre letzte Häutung durchgemacht haben, da sonst die Möglichkeit groß ist, daß sie bereits befruchtet worden sind. Befruchtete Tiere schreiten möglicherweise früher zur Eiablage als solche die nicht kopuliert haben; vom Zeitpunkt der Eiablage (sie tritt auch bei unbefruchteten Tieren ein) ist aber die Lebensdauer der Spinne in hohem Grade abhängig. In der Umgebung Berns häuten sich die meisten Agelenen in der ersten Hälfte Juli zum letzten Male, in schönen Sommern früher als in regenreichen. Je nach den Witterungsverhältnissen ist auch der Zeitpunkt der Eiablage verschieden. So begann sie im Jahre 1928 mit seinem heißen, regenlosen Juli schon um den 20. Juli herum, während sie im weniger schönen Sommer des Vorjahres erst von Ende Juli an erfolgte.

Die Spinnen wurden in Holzkästen von etwa $30 \times 30 \times 15$ cm (Abb. 1) untergebracht, aus denen der Boden entfernt worden war und die im Versuchsraum auf einem Tisch aufgestellt und mit einer Glasscheibe zugedeckt wurden. Der untere Rand des „Kastens" muß eben sein und der Tischfläche dicht aufliegen, so daß die Spinne nicht entweichen kann. Damit die Tiere ihre Netze nicht an die Glasscheibe anspinnen sollten, wurde auf dem oberen Kastenrand ein Rahmen aus weichem Karton festgenagelt, dessen innerer Rand etwa 1 cm gegen das Kasteninnere vor-

[1] Siehe auch Fabre, S. 119ff. und S. 145.

stieß und ein wenig nach unten eingebogen wurde. Diese Einrichtung bewährte sich ausgezeichnet. Die Tiere spannen horizontale Netze, spannten sie immer richtig zwischen dem Kartonrahmen aus und befestigten sie nur mit wenigen Fäden auch an die Glasscheibe. Diese Fäden wurden dann beim Abheben des Glases zerrissen, ohne daß die Netze dadurch irgendwie zu Schaden kamen. Der Schlupfwinkel war in fast allen Fällen in einer der vier Ecken direkt unter dem Kartonrahmen in einigen Fällen auch weiter unten angebracht. Einige Versuchstiere wurden statt in Holzkästen in runden Aquariengläsern untergebracht (Näheres siehe S. 573).

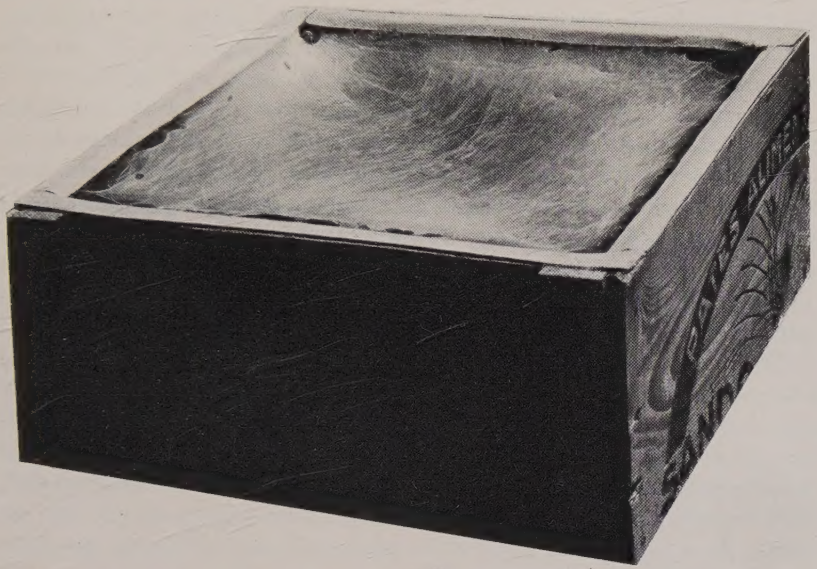


Abb. 1. Versuchskasten mit Netz von *Agelena labyrinthica* (Cl.). In der Ecke links oben befindet sich der Schlupfwinkel, in dessen Eingang die Spinne sichtbar ist.

Jede Versuchsspinne wurde mit einer Laufnummer versehen, die in den Protokollen jeweils angegeben ist.

Die Tiere spannen meistens bereits in der ersten oder in der zweiten Nacht nachdem sie in die Kästen gesetzt worden waren, gleichgültig ob letzteres gleich am Fangtage oder nach längerer vorläufiger Unterbringung der Tiere in einer Schachtel geschehen war. Als den Spinntrieb besonders anregend erwies sich eine vorherige Benetzung des Kastens mit Wasser durch einen Zerstäuber. So fingen drei Tiere, die ich am Vormittag des 7. Juli 1928 in solche Kästen setzte, sämtlich binnen $^1/_2$ Stunde zu spinnen an. Bei den in trocknen Kästen untergebrachten Tieren konnte ich ähnliches niemals beobachten; diese spannen überhaupt nur zur Nachtzeit.

Die Netze wurden in den meisten Fällen erst allmählich vollendet. Das erste Gespinnst ist meist noch dünn und wird dann etappenweise vervollständigt. Hat das Netz ein gewisses Alter erreicht, so breitet die Spinne eine neue Gewebeschicht über ihm aus und es können auf diese Weise nach Verlauf einiger Zeit mehrere Gewebeschichten übereinander gesponnen werden.

Da die Spinnen gern trinken, ist von Zeit zu Zeit das Netz (mit Hilfe des Zerstäubers) zu befeuchten. Die Tiere können dann das Wasser von der Netzoberfläche aufnehmen.

Ein wichtiger Faktor für erfolgreiches Experimentieren ist die *Wahl des Futterobjekts*. Aus zweifachem Grunde empfiehlt es sich möglichst kleine Objekte zur Fütterung zu verwenden. Einmal deshalb, weil die Spinne an großen Beutestücken oft sehr lange frißt und damit zu weiteren Experimenten ungeeignet wird. Dann aber auch weil man durch mäßige Fütterung den Zeitpunkt der Eiablage hinausschieben und so die Versuchstiere länger verwendbar erhalten kann. Es gelang mir auf diese Weise die Eiablage bei drei Tieren überhaupt zu verhindern. Ich konnte mit diesen Tieren noch anfangs November experimentieren, während im Freien die meisten Agelenen bereits gegen Ende August verschwunden sind. Die Tiere büßen bei kleinen Nahrungsrationen nichts an Lebhaftigkeit ein.

Zu meinen Versuchen benutzte ich hauptsächlich kleine „Haarmücken" (*Scatopse fuscipes* Meig.)[1], die im hiesigen Institut zufällig massenhaft in Gefolge einer Mäusezucht auftauchten. Die Fliegen entwickelten sich in den zersetzten Futterresten (Hafer, Gerste), die sich am Boden des gläsernen Mäusebehälters ansammelten. Diese Fliegen erwiesen sich auch deshalb als zu Versuchszwecken ganz besonders geeignet, weil sie infolge ihrer geringen Lebhaftigkeit leicht mit einer Pinzette am Hinterleib gefaßt werden konnten.

Alte Netze werden von den Spinnen nicht selten verlassen, namentlich während der Periode, in der im Freien der Kokon gesponnen wird. Die Tiere halten sich dann an irgendeiner Stelle auf dem Fangnetz, am Gewebe unterhalb desselben, an der Kastenwand oder auch am Boden auf. Vor dem Verlassen des Netzes pflegen die Spinnen eine Anzahl kleinere und größere Löcher in das Fanggewebe zu beißen. Man kann in diesen Fällen das alte Netz entfernen und so die Spinne zum Herstellen eines neuen Netzes veranlassen.

Ein bis einige Tage vor dem Spinnen des Kokons pflegen sich die Tiere gegen das untere Ende der Schlupfwinkelröhre zurückzuziehen, wo sie alsbald ein mehr oder weniger glockenförmiges Gespinst anfertigen, in dem dann nachher zugleich mit der Eiablage der Kokon gesponnen wird.

[1] Frl. Dr. J. Montet vom Naturhistorischen Museum Bern hatte die große Liebenswürdigkeit, die Art für mich zu bestimmen.

Die Tiere halten sich nun dauernd in dieser Glocke auf und reagieren nur noch schwach auf Erschütterungen des Netzes. Wünscht man sie zu weiteren Versuchen zu verwenden, so ist sofort der Kokon mit den Tieren und dem zugehörigen Gewebe zu entfernen. Konnte dies geschehen ohne daß das Netz dabei beschädigt wurde, so nimmt die Spinne bald ihren alten Platz am Eingang der Wohnröhre wieder ein. Sie reagiert nun wieder ebenso lebhaft wie vorher auf ins Netz geratene Beute.

Der Ort der Kokonglocke wird den wechselnden Raumbedingungen angepaßt. Unter der Wohnröhre wird sie nur dann angebracht, wenn hier Platz genug ist. In zwei Fällen, in denen das Versteck nahe dem Kastenboden angelegt worden war, spann die Spinne den Kokon direkt über, bzw. vor dem Schlupfwinkel.

In diesem Zusammenhang möge noch folgende Beobachtung erwähnt sein.

Sahen sich die Tiere kurz vor der Eiablage zum Spinnen eines neuen Netzes veranlaßt, so erhielt das Gewebe, das in diesen Fällen oft nur einen rudimentären Fangteil aufwies, einen sehr geräumigen Schlupfwinkel, der dann zugleich als Brutraum diente. In solchen Netzen kommen die beiden Instinktkomplexe, ein Fangnetz und einen Brutraum zu bauen, gleichzeitig und einheitlich zum Ausdruck, und zwar derart, daß letzterer mehr die Oberhand gewinnt, je näher der Zeitpunkt der Eiablage bevorsteht. Unter diesen Umständen zeigten die Tiere eine besondere Neigung, den Schlupfwinkel nahe dem Kastenboden anzulegen. In einem Fall verließ eine Spinne den bisher von ihr bewohnten unmittelbar unter dem Kartonrahmen gelegenen Schlupfwinkel und baute sich nun in einer anderen Ecke des Kastens eine neue, viel geräumigere Wohnröhre, indem sie hier das ursprünglich flache Netz mit Hilfe besonderer Spannfäden nach dem Kastenboden herunterzog.

Das Verhalten der Spinne unter natürlichen Bedingungen.

Am Netz unserer Trichterspinne (Abb. 1) sind zwei wichtige Teile zu unterscheiden: die *Wohnröhre* und das *Fanggewebe*. Letzteres zeigt meist die Form einer muldenförmigen mehr oder minder stark geneigten Fadenfilzfläche, die die Fortsetzung des Bodens der Schlupfwinkelröhre bildet. Das Fangnetz fällt fast immer nach dem Schlupfwinkel zu ab. (Näheres über den Netzbau auf S. 567.)

Im Eingang zur Wohnröhre, oft auch nahe vor ihm, lauert die Spinne in charakteristischer Lauer- oder Abwartestellung auf Beute. Sie sitzt mit dem Kopf gegen das Netz gekehrt und hält dabei eine Anzahl Netzfäden, die sie durch Anziehen der Beine gespannt hat, in den Klauen der Tarsen. Durch diese gespannte Fäden ist die Übermittelung von Vibrationsreizen natürlich besonders gut gewährleistet. Gerät nun ein zappelndes Beuteobjekt ins Netz, so stürzt die Spinne sofort mit großer

Geschwindigkeit hervor, packt die Beute und trägt sie unverzüglich zur Wohnröhre zurück. Große Objekte werden in die Röhre selbst hineingeschleppt und hier ausgesogen, kleinere Stücke sah ich die Spinne oft am Lauerplatz und in Abwartestellung dicht vor der Wohnröhre verarbeiten.

I. Experimente über Orientierung nach optischen Wegweisern.

1. Nachweis einer indirekten optischen Orientierung.

Reihe A. Drehversuche bei normaler (Tageslicht-) Beleuchtung.

Versuchsanordnung. Diese Experimente bestanden darin, daß die optischen Verhältnisse der Umgebung für die Spinne um einen bestimmten Winkel geändert und dann die Reaktion des Tieres auf diese Änderung beobachtet wurde. Die Änderung wurde in der Weise bewerkstelligt, daß der Kasten, in dem das Versuchstier sein Netz gesponnen hatte und wo es nun im Schlupfwinkelausgang auf der Lauer saß, in der horizontalen Ebene um einen bestimmten Winkel gedreht wurde. Damit mußte sich natürlich die Umgebung außerhalb des Netzes für das Tier um den gleichen Winkel verschieben. Unmittelbar nach der Drehung wurde eine lebende Beutefliege an irgendeiner Stelle ins Netz geworfen.

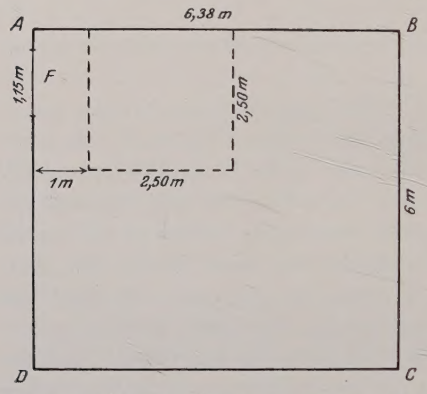


Abb. 2. Der „Fensterraum". F = Fenster, AB = die durch das Fenster beleuchtete grauweiße Wand, BC, CD, DF = Wände mit dunkelbrauner unterer und gelbgrauer oberer Hälfte, ⬚ = der Standort der Kästen.

In vielen Fällen wurde vorher ein Kontrollversuch ohne Drehung vorgenommen.

Die Drehung der Kästen wurde auf einem drehbaren Tisch[1] durchgeführt, oder es wurden die Kästen vorsichtig aufgenommen und in die gewünschte Lage umgestellt.

Die Kästen standen bei diesen Versuchen nicht weit von dem einzigen, das Tageslicht einlassenden Fenster des Versuchsraumes, nahe der durch das Fenster beleuchtete helle Wand des Zimmers. Eine Skizze mag die Verhältnisse veranschaulichen (Abb. 2).

Versuche.

Beispiel 1. Sp. Nr. XIX. 6. IX. 1927. Abb. 3[2].

10.50 Uhr wird der Kasten, der seit mehreren Tagen auf dem Drehtisch steht, um 180° gedreht; die Spinne sitzt im Schlupfwinkel;

[1] Es handelte sich um einen Tisch, ähnlich wie ihn schon Lubbock (1883, S. 222f.) und Brun (1914, S. 66) zu analogen Drehexperimenten an Ameisen verwendeten.

[2] Die Bezeichnungen S und S_1 beziehen sich hier *wie in allen folgenden Ab-*

10.51 Uhr wird eine lebende Fliege bei *F* mitten ins Netz geworfen — die Spinne läuft hin, packt sie und bleibt mit der Beute zwischen den Kiefern an der Fangstelle sitzen bis

10.52 Uhr, dann läuft sie wie in dem Diagramm (Abb. 3) angegeben mit der Fliege übers Netz; an den mit einem Punkt bezeichneten Stellen bleibt sie längere Zeit sitzen;

11.13 Uhr gelangt sie durch ein Loch, welches sie früher ins Netz gebissen hatte, in einer falschen Ecke zwischen das Gespinst unterhalb der Netzoberfläche und saugt hier (bei ×) die Fliege aus.

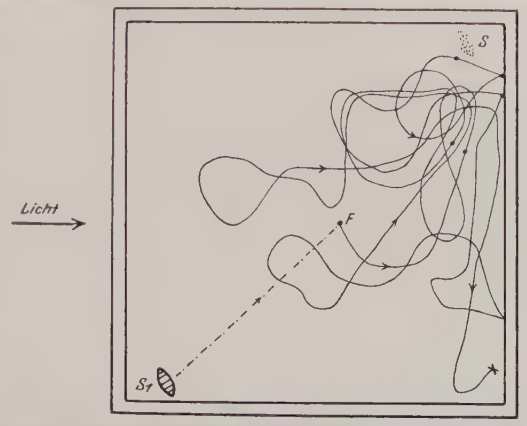


Abb. 3. Optische Orientierung der *Agelena*. Die Spinne geht, infolge Drehung des Kastens um 180° unmittelbar vor der Fütterung, in die Irre und sucht den Schlupfwinkel bei *S*, wo er vor der Drehung lag.

Beispiel 2. Sp. Nr. XXIII. 25. VII. 1928. Abb. 4a und b.

Kontrollversuch ohne Drehung.

Der Kasten steht seit dem 24. VII. abends so wie es die Abb. 4a zeigt.

12.56 Uhr wird eine lebende Fliege bei *F* in die Mitte des Netzes geworfen — die Spinne packt sie und trägt sie geraden Weges zum Schlupfwinkel *S* (Abb. 4a).

Drehversuch.

13.10 Uhr wird der Kasten um 180° gedreht und unmittelbar darauf eine lebende Fliege in die Netzmitte geworfen — die Spinne läuft von *S* zur Beute hin, packt sie und läuft mit ihr, wie in der Abb. 4b wiedergegeben ist, nach dem Schlupfwinkel suchend, übers Netz. Sie bleibt schließlich (13.18 Uhr) in der mit einem Kreuz bezeichneten Ecke unter dem Kartonrahmen sitzen. An der mit einem Kreis gekennzeichneten Stelle sucht die Spinne ganz kurz unter dem Kartonrahmen.

Beispiel 3. Sp. Nr. XXX. 29. VII. 1928. Abb. 5a und b. Die Spinne hat ihr Netz in einem runden Aquarienglas gesponnen. Das Gefäß befindet sich seit 16.46 Uhr in der Lage, wie es die Abb. 5a zeigt.

17.20 Uhr wird der Behälter um 90° gedreht und dann eine *Scatopse* bei *F* ins Netz geworfen — die Spinne läuft zu der Fangstelle hin, packt die Fliege und trägt sie, wie die Abb. 5b zeigt, zum Schlupfwinkel S_1.

Ergebnis. Anstatt daß die Spinne, wie es im Normalfall immer geschieht, mit der gefangenen Beute ohne Umwege zum Schlupfwinkel zurückläuft, sehen wir in allen geschilderten Versuchen eine deutliche Desorientierung. Die Spinne findet in den extremen Fällen den Schlupf-

---

bildungen natürlich nicht auf die Lage des Schlupfwinkels *im Netz* (diese bleibt unverändert, da Netz und Schlupfwinkel zusammen gedreht werden). Vielmehr bezieht sich die Veränderung des Schlupfwinkels auf seine Lage zur Netzumgebung, zum Versuchsraum und zur Lichtquelle.

winkel überhaupt nicht und saugt die Beute nach vielen Irrgängen schließlich in einer „falschen" Ecke aus.

29 weitere Versuche dieser Art, die ich an sechs verschiedenen Indi-

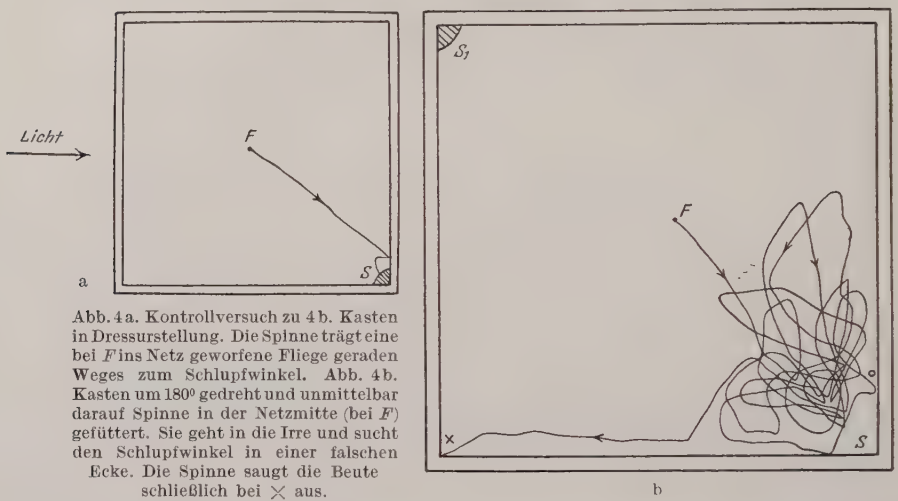


Abb. 4a. Kontrollversuch zu 4b. Kasten in Dressurstellung. Die Spinne trägt eine bei *F* ins Netz geworfene Fliege geraden Weges zum Schlupfwinkel. Abb. 4b. Kasten um 180° gedreht und unmittelbar darauf Spinne in der Netzmitte (bei *F*) gefüttert. Sie geht in die Irre und sucht den Schlupfwinkel in einer falschen Ecke. Die Spinne saugt die Beute schließlich bei × aus.

viduen der *Ag. labyr.* anstellte, zeitigten das gleiche Resultat. Die Drehung geschah in vier Fällen um 90°, bei den übrigen Versuchen um 180°. In vier Fällen wurde der Schlupfwinkel, ebenso wie in den geschilderten Versuchen, überhaupt nicht gefunden und die Beute an einem

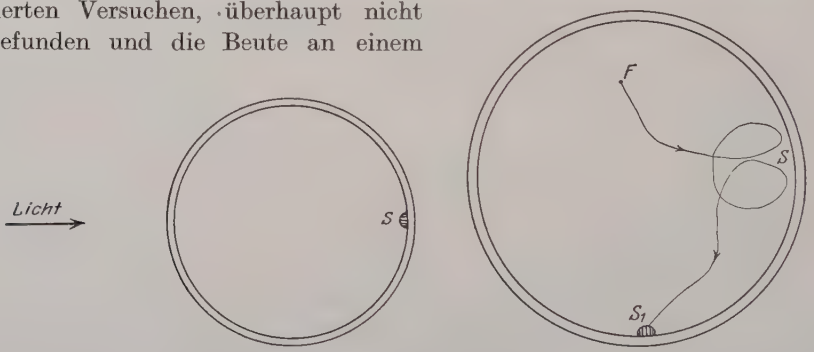


Abb. 5a. Normallage des Glasbehälters. Seitliches Licht von links. Abb. 5b. Irrgänge der Spinne infolge Drehung des Glases um 90° unmittelbar vor der Fütterung bei *F*. Die Irrgänge sind der Drehung koordiniert.

falschen Ort ausgesogen. In den anderen Fällen wurde der Schlupfwinkel auf Umwegen erreicht.

Das Maß der Desorientierung infolge der Verschiebung war nicht für alle Tiere das gleiche, einige fanden sich rascher zum Versteck zurück als andere. Irgendeine Desorientierung konnte aber bei allen Tieren, mit

denen ich experimentierte, beobachtet werden. In vier Fällen fand sich die Spinne trotz der Drehung geraden Weges zum Schlupfwinkel zurück.

Das was uns bei der Betrachtung der oben wiedergegebenen Diagramme besonders interessiert, ist, *daß die Spinne immer wieder gegen die Ecke hinläuft, die infolge der Drehung an die Stelle geraten ist, wo sich ursprünglich die Schlupfwinkelecke befand.* Genau dasselbe Verhalten konnte auch bei der Großzahl meiner übrigen Versuche dieser Art konstatiert werden, ja in einem Falle wurde sogar (genau) an der Stelle, wo sich der Schlupfwinkel ursprünglich befand, *spontan ein neuer Schlupfwinkel gesponnen,* in dem die Spinne nun fortan wohnen blieb (die Lage des Kastens wurde vorläufig nicht wieder geändert). Als dann bei einem späteren Drehexperiment der Kasten wieder in seine ursprüngliche Lage zurückgedreht wurde, ging die Spinne wieder entsprechend fehl und landete nun in ihren alten Schlupfwinkel, den sie vorläufig nicht wieder verließ.

Ein ähnliches Experiment gelang zweimal mit einer Spinne, die in ihrem Netz aus unbekannter Ursache zwei Schlupfwinkel in opponierter Lage gesponnen hatte. Auch hier hatte eine Drehung des Kastens um 180° zur Folge, daß die Spinne in den von ihr nicht mehr bewohnten Schlupfwinkel der gegenüberliegenden Kastenecke landete.

Die Tatsache, daß die Spinne den Schlupfwinkel nach der Kastendrehung an derjenigen Stelle im Raum sucht, wo er sich ursprünglich befand, beweist, daß das Tier sich hier *nicht nach Eigentümlichkeiten des Netzes selbst und des Kastens gerichtet hat,* denn diese sind durch die Drehung nicht verändert worden. Vielmehr muß sie sich *nach Merkzeichen orientiert haben, die von der Drehung unabhängig sind.*

Eine einfache Überlegung lehrt, daß hier wohl kaum andere als *optische* Reize wirksam gewesen sein können. Diese muß die Spinne gedächtnismäßig fixiert und mit der Lage des Schlupfwinkels assoziiert haben. Nach ihnen muß sie sich nach der Lageveränderung des Kastens gerichtet haben.

Die Möglichkeit eines Zustandekommens einer derartigen Orientierung war ja gegeben: auf der einen Seite das helle Fenster (Abb. 2*F*) auf der anderen die gut beleuchtete Mauer (*AB*) und auf den beiden übrigen der nur diffus beleuchtete Raum.

Ein Beweis für diese Auffassung ist dann geliefert, wenn Spinnen, denen die Möglichkeit einer optischen Orientierung genommen ist, bei Drehung des Netzes nicht mehr in die Irre gehen. Diesen Beweis leisten die Versuchsreihen B und C.

Reihe B. Versuche an Spinnen mit funktionstüchtigen Augen in einem optisch gleichwandigen Raum mit Deckenbeleuchtung.

Methodik. Zu diesen Versuchen dienten Versuchstiere, die ihr Netz in einem großen Glasgefäß oder wieder in einem viereckigen Kasten ge-

sponnen hatten. Das Gefäß oder der Kasten wurde in der Mitte eines viereckigen fensterlosen Raumes, dessen vier Wände mit gelbem Papier überzogen worden waren, auf einen drehbaren Tisch aufgestellt. Genau über der Mitte des Kastens, etwa 1,90 m über ihm, hängt eine elektrische Lampe, die den Raum erhellt. Der Beobachter wurde (bis auf den Kopf) dem Gesichtsfelde der Spinne entzogen, indem ein 40 cm hoher Zylinder aus weißem Karton im Durchmesser von 70 cm über den Kasten gestülpt wurde. Der homogene Zylinder selbst konnte der Spinne keinerlei optische Anhaltspunkte bieten. Diese Vorsorge war, wie sich im Laufe der Versuche herausstellte, praktisch unnötig und so wurde eine Reihe von späteren Experimenten ohne Zylinder durchgeführt.

Experimente.

Typus 1. Der Behälter wird (jeweils nach einem Kontrollversuch) um 90⁰ oder 180⁰ gedreht, dann an der gleichen Stelle wie im Kontrollversuch eine Fliege ins Nest geworfen und nun das Verhalten der Spinne beobachtet.

Beispiel. Sp. Nr. XXII. 12./13. VII. 1928. Abb. 6a und b.

Kontrollversuche ohne Drehung.

Die Spinne wurde am 12. VII. gegen 16 Uhr in den Versuchsraum gebracht und dann 17.26, 17.35 und 18.10 Uhr je eine Fütterung an der gleichen Stelle (*F* Abb. 6a) vorgenommen — die Spinne lief jedesmal geraden Weges zum Schlupfwinkel zurück. Am 13. VII. 10.47 Uhr wird der Kontrollversuch mit einer Variante wiederholt. Es wird die Spinne mit Hilfe einer ans Netz gehaltenen schwirrenden Fliege zu der gleichen Stelle des Netzes wie am Vortage gelockt, wo sie etwa 5—10 Sekunden sitzen bleibt[1] (die Lockfliege wird unmittelbar vor

[1] Wird die Spinne auf die beschriebene Weise zu einer bestimmten Stelle draußen auf dem Netz herausgelockt und dann die Fliege, bevor die Räuberin sie hat packen können, zurückgezogen, so bleibt die Spinne, falls sie durch das Zurückziehen der Lockfliege nicht erschreckt wurde, an dem betreffenden Orte ruhig sitzen. Dasselbe geschieht, wenn ein Beutetier, das dicht vor der Spinne liegen kann, regungslos bleibt. Dieses Sitzenbleiben der Spinne hat ganz offenbar eine wichtige biologische Bedeutung: Die Spinne „wartet ab" bis sich das vermeintliche Beuteobjekt aufs neue bewegt und ihr damit die genaue Lokalisation der Fangstelle ermöglicht. In vielen Fällen halten sich die ins Netz geratenen und zappelnden Insekten (Fliegen, Käfer, Ameisen) sofort still, sobald sie — wohl in erster Linie durch die Erschütterungen des Netzes — von der Gefahr einer nahenden Spinne Kunde erhalten. Hält die Spinne sich darauf still, so fangen die betreffenden Insekten ihre Befreiungsversuche alsbald wieder an und nun packt die Spinne zu. Hält sich ein Beuteobjekt auch, nachdem die Spinne sich längere Zeit ruhig verhalten hat, weiter still, so läuft die Spinne entweder (dies ist der seltenere Fall) gleich zum Schlupfwinkel zurück oder sie fängt an, die Umgebung der verdächtigen Stelle abzusuchen und läuft dann erst zum Versteck zurück.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß *Agelena* beim Auffinden der Beute in erster Linie durch Vibrationsreize geleitet wird und daß optische Reize keine Rolle spielen.

der Ankunft der Spinne zurückgezogen) — auch diesmal läuft die Spinne geraden Weges zum Schlupfwinkel zurück.

Drehversuch.

10.50 Uhr wird das Glasgefäß um 180° gedreht. Etwa 45 Sekunden später wird wieder an opponierter Stelle *F*, eine kleine Fliege ins Netz geworfen — die Spinne packt sie und läuft mit ihr *geraden Weges* zum Versteck (Abb. 6b).

a b

Abb. 6a und b. Ausfall der Irrgänge bei Deckenbeleuchtung. Sowohl in der Dressurstellung (Abb. 6a), wie nach Drehung des Glasbehälters um 180° (Abb. 6b) trägt die Spinne eine bei *F* ins Netz geworfene Fliege geraden Wegs zum Schlupfwinkel.

Typus 2. Die Spinne wird auf dieselbe Weise, wie oben beschrieben, zu einer bestimmten Stelle des Netzes gelockt, dann, während sie an der Lockstelle sitzen bleibt, der Glasbehälter um 90° oder 180° gedreht und nun der Heimweg der Spinne beobachtet.

Beispiel. Sp. Nr. XXII. 13. VII. 1928.

(Als Kontrollversuche gelten die beim vorigen Versuch beschriebenen. Die Topographie ist dieselbe wie bei Abb. 6a und b.)

11.13 Uhr wird die Spinne zu der mit *F* bezeichneten Stelle (liegt wie in Abb. 6b) gelockt und dann der Behälter um 180° gedreht — die Spinne bleibt noch einen Moment sitzen, dann läuft sie *geraden Weges* zum Schlupfwinkel.

Ergebnis. Das Resultat dieser Versuche mit Deckenbeleuchtung steht in deutlichem Gegensatz zu den Experimenten mit seitlichem Tageslicht der Reihe A. Während die Spinne bei den Versuchen mit Seitenlicht durch die Drehung regelmäßig irregeführt wurde, reagiert sie bei (elektrischer) Deckenbeleuchtung genau so, wie wenn die Lage des Kastens während des Versuchs nicht geändert worden wäre: sie läuft immer *geraden Weges* zum Schlupfwinkel zurück. Es könnte der Einwand erhoben werden, daß die Spinne deshalb keine Lichtorientierung zeigt, weil die künstliche Lichtquelle nicht wirksam ist. Dieser Einwand wird durch die Versuchsreihe D widerlegt.

Es wurden im ganzen (an zwei Tieren) acht Versuche nach Typus 1 durchgeführt (vier Versuche mit Drehung um 90° und vier Versuche mit Drehung um 180°). In keinem dieser acht Fälle konnte eine Desorientierung beobachtet werden. An den gleichen Tieren wurden neun Versuche nach Typus 2 vorgenommen (fünf Versuche mit Drehung um 90° und vier Versuche mit Drehung um 180°). Keine Desorientierung.

In einer Reihe von weiteren Versuchen lief die Spinne zum Schlupfwinkel zurück, *gerade während der Kasten gedreht wurde.* Sie wurde auch in diesen Fällen nicht wesentlich desorientiert und wich nur in einigen Fällen ganz offensichtlich infolge der Wirkung der Zentrifugalkraft vom geraden Wege ab.

Reihe C. Experimente an „geblendeten" Spinnen. Die optische Orientierung ist durch die „Blendung" ausgeschaltet.

Methodik. Die Tiere, die zu diesen Experimenten verwendet werden sollten, wurden auf einer mit Watte bedeckten Torf- oder Korkplatte fixiert, indem beidseitig ein Stoffstreifen über die Beine gespannt und mit Stecknadeln an die Platte festgesteckt wurde. Die Watteschicht dient dazu, eine Beschädigung der Tiere nach Möglichkeit zu vermeiden und ihnen gleichzeitig das Sichlosarbeiten zu erschweren. Mit Hilfe einer mit dem Kopfende in Spirituslack getauchten Stecknadel wird dann das Augenfeld mit einer dicken Lackschicht überzogen, nachdem vorher (unter dem Binokular) mit Hilfe einer Insektennadel die hier befindlichen Borsten entfernt worden sind. Geschieht letzteres nicht, so hält es schwer, eine gleichmäßige Kappe herzustellen, auch würde diese dem Chitin weniger gut ansitzen. Nach einigen Stunden ist der Lack soweit eingetrocknet, daß man das Tier entfesseln und ins Netz zurücksetzen kann. Als Kontrolle dafür, daß die Kappe die Funktion der Augen wirklich ausschaltete, diente die Reaktionsweise der Tiere selbst.

Daß diese Spinnen, die im folgenden als „blinde" oder als „geblendete" Spinnen bezeichnet werden, durch die beschriebene Prozedur gar nicht zu Schaden kommen, wird dadurch bewiesen, daß sie nach der Entfesselung normal davonlaufen und, ins Netz zurückversetzt, prompt auf zappelnde Beutetiere reagieren.

In zwei Fällen wurde eine geblendete Spinne in einen Kasten gesetzt, in dem sich noch kein Netz befand. Die Tiere spannen in beiden Fällen ein normales Netz.

Beobachtungen an den „blinden" Spinnen.

Die geblendeten Spinnen zeigten stets *langsamere, anscheinend tastendere Bewegungen* als die normalen. Dies war besonders auffällig beim Zurücklaufen zum Schlupfwinkel. Der Hinweg zur zappelnden Beute dagegen wurde ungefähr ebenso rasch wie von den Normaltieren zurückgelegt. In zwei Fällen geschah es, daß eine solche blinde Spinne die Wohnröhre *überhaupt nicht wiederfand* und dann nach langem Umherirren über das Netz *die Beute schließlich an einem falschen Ort aussog.* Ferner konnte festgestellt werden, daß die Tiere fast immer weiter vor dem Schlupfwinkeleingang auf Beute lauern als es bei Normaltieren am Tage üblich ist. Sie stimmen in dieser Hinsicht mit normalen Tieren bei Nacht oder im Dunkelzimmer überein. Dann ist nämlich auch bei diesen

Tieren der Lauerplatz weiter ins Netz vorgeschoben als bei Tag. Es konnte ferner (bei einem Tier) beobachtet werden, daß die Spinne sehr vorsichtig war beim Packen einer Beute (einer kleinen Fliege), während sie früher die gleichen Beutetiere ohne Zögern ergriffen hatte.

Experimente.

Beispiel. Sp. Nr. XXIX. 31. VII. 1928.

Kontrollversuch ohne Drehung.

Die Spinne sitzt lauernd vor dem Eingang der Wohnröhre.

9.39 Uhr wird eine kleine Fliege nahe der gegenüber dem Schlupfwinkel gelegenen Ecke ins Netz geworfen — die Spinne läuft hin, packt die Beute und trägt sie geraden Weges zum Schlupfwinkel.

Drehversuch.

Die Spinne sitzt wieder in Abwartestellung vor dem Schlupfwinkeleingang.

9.44 Uhr wird der Kasten um 180° gedreht und dann eine kleine Fliege auf die gleiche Netzstelle geworfen wie im Kontrollversuch — die Spinne packt sie und trägt die Beute *geraden Weges* zum Schlupfwinkel.

Ergebnis. Es wurden (an zwei Spinnen) 13 Drehversuche, wie oben beschrieben, durchgeführt. Das Resultat war immer dasselbe: die Tiere *reagierten nicht auf die Drehung.* Nur in einem Fall ging die Spinne in die Irre, aber diese Ausnahme ist mit größter Wahrscheinlichkeit auf eine ungenügende Lackkappe zurückzuführen, denn nachdem eine zweite Lackschicht aufgetragen worden war, blieb jeder Irrgang aus.

Zusammenfassung. Durch die drei Versuchsreihen A, B und C ist der Nachweis geführt, daß die Irrgänge normaläugiger Spinnen bei Drehversuchen mit Seitenlicht (Reihe A) *tatsächlich auf eine optische Orientierung beruhen.* Die Irrgänge fallen aus, wenn die optische Orientierung ausgeschaltet ist. Um nun Aufschluß darüber zu suchen, wie der Mechanismus dieser optischen Orientierung beschaffen ist, wurden eine Anzahl speziellerer Versuche angestellt, die nachfolgend besprochen werden sollen.

2. Versuch einer Analyse des Mechanismus der optischen Orientierung der Trichterspinne.

Reihe D. Experimente mit Drehung des Kastens bei stabil bleibender künstlicher Lichtquelle.

Methodik. Zu diesen Experimenten, die zeigen sollten, ob die Spinne eine stabil bleibende künstliche Lichtquelle zur Orientierung verwenden kann, wurde der Kasten in den bereits S. 538 beschriebenen allseitig gleichwandigen fensterlosen Raum gebracht und hier auf den Drehtisch aufgestellt. Die Lichtquelle, eine elektrische Lampe von etwa 20 Normalkerzen, befand sich in einem Kasten, der nur auf der dem Netz zugekehrten Seite das Licht durchließ, indem sich hier eine kreisrunde Öffnung von 14 cm Durchmesser befand. Die Lichtquelle befand sich

44 cm vom Kasten entfernt und 10 cm über ihm. Die sonstige Versuchsanordnung war die gleiche wie bei den bereits geschilderten Drehexperimenten.

Beispiel. Sp. Nr. XXVI. 9. X. 1928. Abb. 7.

Kontrollversuch ohne Drehung.

16.58 Uhr. Die Spinne sitzt auf Beute lauernd im Ausgang des Schlupfwinkels. Es wird nahe der gegenüberliegenden Netzecke eine kleine Fliege auf das Gewebe geworfen — die Spinne läuft zur Beute hin, packt sie und trägt sie geraden Weges zur Wohnröhre.

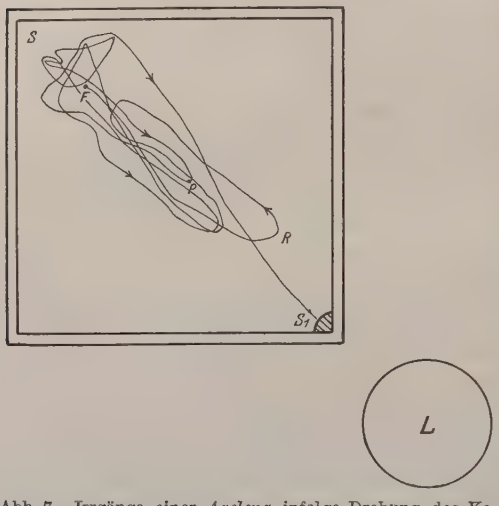


Abb. 7. Irrgänge einer *Agelena* infolge Drehung des Kastens um 180° unmittelbar vor einer Fütterung bei *F*. Künstliche, seitliche Beleuchtung im Dunkelzimmer. Die Lichtquelle (*L*) befindet sich während der Dressur gegenüber dem Schlupfwinkel. *S* Lage des Schlupfwinkels vor der Drehung. Die Irrgänge der Spinne sind der Drehung gut koordiniert.

Drehversuch.

17.10 Uhr wird der Kasten um 180° gedreht und dann an derselben Stelle wie im Kontrollversuch eine kleine Fliege ins Netz geworfen — die Spinne kommt und packt sie, durchläuft rasch etwa $^2/_3$ des richtigen Rückweges zum Schlupfwinkel (Abb. 7 *S*), kehrt dann bei *R* scharf um und sucht den Schlupfwinkel bei *S*, d. h. an derjenigen Stelle, wo er sich vor der Drehung befand. Schließlich bleibt sie an der mit dem Punkt *P* bezeichneten Stelle sitzen und saugt hier die Fliege aus.

17.17 Uhr hat sie die Beute verarbeitet, läuft dann nochmals in die falsche Ecke und von hier schließlich ziemlich geraden Weges zum Schlupfwinkel zurück.

Von 25 weiteren Versuchen dieser Art verliefen 12 gleich oder doch ähnlich wie der beschriebene, während bei den 13 übrigen Experimenten die Irrwege nur *ungefähr* nach der ursprünglichen Schlupfwinkelrichtung gingen.

Ein Beispiel eines solchen Drehversuches, bei dem die Irrwege nur ungefähr nach der ursprünglichen Schlupfwinkelrichtung gehen, möge hier wiedergegeben sein.

Sp. Nr. XXVI. 20. IX. 1928. Abb. 8.

Der Kasten steht seit dem 19. IX. abends auf dem Drehtisch. Die Lampe befindet sich gegenüber dem Schlupfwinkel.

17.47 Uhr wird der Kasten um 180° gedreht. Infolge der Drehmanipulation flüchtet die Spinne, die lauernd vor dem Schlupfwinkel saß, in die Wohnröhre hinein. Gleich nach der Drehung wird bei *F* (Abb. 8) eine *Scatopse* ins Netz geworfen — die Spinne kommt, packt die Fliege und trägt sie, wie in der Abbildung

angegeben, über das Netz. An den Punkten P und P_1 bleibt sie längere Zeit sitzen; 17.53 Uhr läuft die Spinne in den Schlupfwinkel hinein.

Resultat. Das Ergebnis der geschilderten Versuche stimmt ganz überein mit demjenigen der Drehversuche im Fensterraum. *Die Spinne wurde durch die Drehung desorientiert und lief in der Hälfte der Fälle genau dorthin, wo der Schlupfwinkel ursprünglich lag.* In den übrigen Fällen wurde sie auch desorientiert ohne daß aber die Irrgänge der Drehung so genau entsprochen hätten.

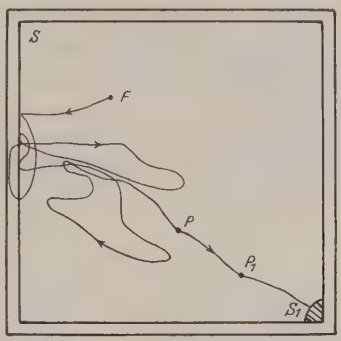


Abb. 8. Gleiches Experiment wie in Abb. 7 wiedergegeben, nur sind die Irrgänge in Abb. 8 der Drehung nicht so genau koordiniert, wie in der vorigen Abbildung. An den Punkten P und P_1 bleibt die Spinne kurz sitzen.

Es stellte sich bei diesen Versuchen heraus, daß die Reaktion auf die Drehung nach einigen oder auch gleich nach dem ersten Versuch aufhört, wenn im Verlaufe eines Versuchstages mehrere solcher Drehexperimente ausgeführt werden.

Reihe E. Versuche mit Vertauschung der Lichtquelle bei unveränderter Lage des Kastens.

Methodik. Der Kasten stand bei diesen Versuchen in einem länglich viereckigen Dunkelzimmer von etwa 2,30 × 1,40 m, ungefähr in der Mitte vor der einen Längswand und etwa 8 cm von dieser entfernt (siehe Abb. 9). Die eine Wand AB des Zimmers zeigte eine graubraune Farbe, die drei übrigen Wände waren gelblich weiß. (Diese Unterschiede der Umgebung des Kastens erwiesen sich als für den Ausfall der hier zu schildernden Versuche vollkommen belanglos.) Nahe dem Kasten (42 cm von ihm entfernt und 14 cm über seinem oberen Rand) wurden in opponierter Lage zwei gleich starke Lampen[1] (L_1 und L_2 in der Abb. 9) aufgestellt, von denen

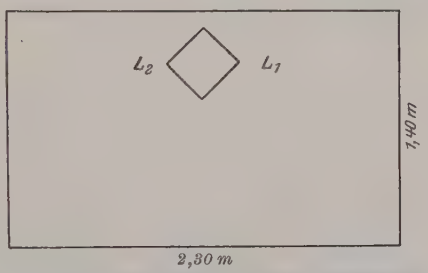


Abb. 9. Das Dunkelzimmer mit dem Versuchskasten. L_1 und L_2 sind die beiden Lampen (Dressur- und Gegenlampe). Für die genaue Stellung der Lampen siehe die einzelnen Versuche.

[1] Ohne Schirme.

mit einem Schaltergriff die eine angezündet und gleichzeitig die andere ausgelöscht werden konnte.

Die Versuche wurden nun wie folgt vorgenommen. Die Spinne wird zunächst auf die eine der beiden Lampen, z. B. L_1, dressiert, indem das Netz längere Zeit (mindestens mehrere Stunden) in Beleuchtung mit dieser Lampe (im folgenden als Dressurlampe bezeichnet) gehalten wird. Die andere Lampe, in unserem Beispiel also L_2, brennt während dieser Zeit nicht. Im eigentlichen Experiment wurde dann das Licht gewechselt und zwar geschah dies:

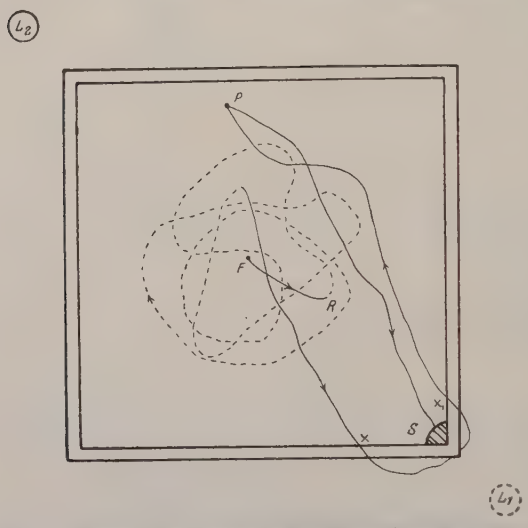


Abb. 10. Irrgänge einer *Agelena* infolge Umschaltung des Lichts, das sich zur Dressur auf der Schlupfwinkelseite des Kastens befand. Fütterung bei F, Umschaltung als Spinne sich auf dem Wege von S zu F befindet. Die gestrichelte Linie gibt den Bereich der Suchgänge ziemlich genau, diese selbst aber nur ungefähr wieder. Bei × läuft die Spinne auf die äußere Kastenwand herunter und kommt bei $\times_1$ wieder aufs Netz. Die Irrgänge sind der Umschaltung nicht koordiniert. — In diesem wie auch in den folgenden Diagrammen ist die Dressurlampe, die für die Dauer des Versuchs ausgelöscht wird, mit einem gestrichelten Kreis, die Gegenlampe dagegen, die für die Dauer des Versuchs brennt, mit einem ausgezogenen Kreis angegeben.

1. während die Spinne sich auf dem Weg zu einem ins Netz geworfenen Insekt befand, oder:

2. unmittelbar vor einer solchen Fütterung, oder auch:

3. nachdem die Spinne zu einer bestimmten Stelle des Netzes gelockt und hier sitzen geblieben war.

Das Füttern oder das Locken geschah entweder in der Mitte des Netzes oder auch etwas weiter draußen, auf etwa $^3/_4$ der Diagonale des Kastens vom Schlupfwinkel zur gegenüberliegenden Kastenecke.

Im Prinzip sind also diese Versuche nicht verschieden von den geschilderten Drehversuchen, nur wurde hier die Lichtquelle, dort aber der Kasten selbst verschoben. Diese Versuche mit Vertauschung der Lichtquelle können insofern als reiner betrachtet werden, als hier die Möglichkeit einer Störung der Spinne durch die Drehung des Netzes während des Experiments ausgeschaltet ist. Sie erlauben auch, da hier die Lampen frei stehen, der Frage genauer nachzugehen, mit welcher Genauigkeit sich die Spinne nach einer ± punktförmigen Lichtquelle einstellt.

Versuche.

Beispiel 1. Sp. Nr. XXIV. 9. VII. 1928. Abb. 10.
Die Spinne ist an die Beleuchtung von L_1 (auf der Schlupfwinkelseite) gewöhnt.

Kontrollversuch ohne Umschaltung.

8.51 Uhr wird eine Haarmücke in die Mitte des Netzes geworfen — die Spinne kommt, packt die Beute und trägt sie geraden Weges zum Schlupfwinkel.

Umschaltungsversuch.

8.54 Uhr wird wieder eine Haarmücke in die Netzmitte (bei *F*, Abb. 10) geworfen. Als die Spinne sie fast erreicht hat, wird das Licht vertauscht (L_1 aus, L_2 an). Die Spinne packt die Beute, läuft mit ihr zunächst eine Strecke weit richtig gegen den Schlupfwinkel zurück, kehrt dann (bei *R*) um und läuft nun in kurven- und schleifenreicher Bahn im mittleren Bereich des Netzes umher. Dann läuft sie ungefähr aus der Mitte des Netzes rasch und fast geradlinig bis zu der mit einem × bezeichneten Stelle am Netzrand und hier auf die Außenwand des Kastens herunter; sie läuft der Kastenwand entlang, kommt bei $\times_1$ wieder aufs Netz und läuft nun zum Punkt *P*, wo sie von 8.55 bis 8.57 Uhr sitzen bleibt. Dann läuft sie, wie in der Abbildung angegeben, geraden Weges zur Wohnröhre zurück. Bei P_1 bleibt sie einen Moment sitzen.

NB. Die punktierten Irrgänge geben das Feld der Suchgänge ziemlich genau, diese selbst aber nur ungefähr wieder.

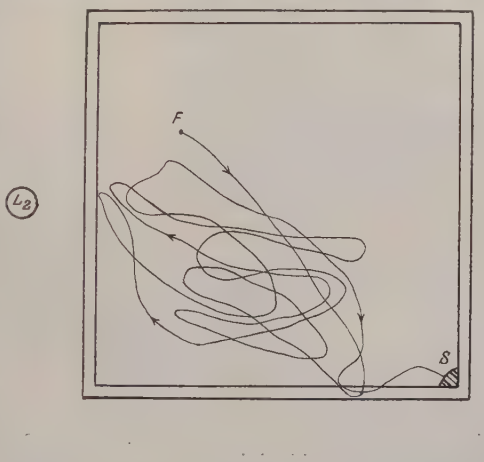


Abb. 11. Ähnlicher Versuch wie in Abb. 10 wiedergegeben. Umschaltung unmittelbar vor Fütterung. Jetzt sind die Irrgänge der Spinne der Umschaltung gut koordiniert.

Beispiel 2. Sp. Nr. XXIV. 3. VIII. 1928. Abb. 11.

Die Spinne ist wiederum an die Beleuchtung von L_1 (auf der Schlupfwinkelseite) gewöhnt. Die Gegenlampe steht nicht genau gegenüber, sondern etwas schräg auf der Seite.

Kontrollversuch ohne Umschaltung.

15.26 Uhr wird eine kleine Fliege bei *F* (Abb. 11) ins Netz geworfen — die Spinne packt die Fliege und trägt sie geraden Weges zum Schlupfwinkel.

Umschaltungsversuch.

15.41 Uhr wird das Licht vertauscht (L_1 aus, L_2 an) und dann eine kleine Fliege bei *F* ins Netz geworfen — die Spinne trägt die gefangene Beute wie in der Abb. 11 angegeben, mit vielen Irrgängen und mit deutlicher Orientierung nach der jetzt brennenden Lampe zum Schlupfwinkel. Sie braucht für ihren Rückweg zur Wohnröhre etwa $^1/_2$ Minute.

Beispiel 3. Sp. Nr. XXIII. 5. VII. 1928. Abb. 12.

Die Spinne ist an die Lampe L_1 auf der Schlupfwinkelseite gewöhnt.

Umschaltungsversuch.

10.10 Uhr wird eine lebende Fliege (mit Hilfe einer Pinzette) bei *F* (Abb. 12) ans Netz gehalten. Als die Spinne sie gepackt hat und festhält, wird die Dressurlampe L_1 ausgelöscht und gleichzeitig L_2 angezündet und dann die Fliege vom

Beobachter losgelassen. Die Spinne läuft mit ihr, wie in der Abbildung angegeben, bis zum Punkt 1, wo sie kurz sitzen bleibt, dann weiter bis zum Punkt 2 und von hier *seitlich an einem einzelnen Spannfaden* (das Fangnetz umfaßt noch nicht die ganze Kastenfläche, siehe die Abbildung) bis unter den Kartonrahmen. Hier kehrt sie um und klettert die Unterseite der Fadenbrücke entlang zum Netz zurück; dann auf diesem weiter bis zum Punkt 3, wo sie längere Zeit sitzen bleibt. Von hier läuft die Spinne 10.14 Uhr, wie in der Abbildung angegeben, zum Schlupfwinkel zurück.

L_2

L_1

Abb. 12. Gleicher Versuch wie in den Abb. 10 und 11. Das (noch nicht fertige) Netz ist eingezeichnet. Umschaltung als die Spinne die Beute gerade erreicht und gepackt hat. Die Spinne sucht den Schlupfwinkel auf der neuen Lichtseite und klettert sogar an einem einzelnen Spannfaden (der in der Abbildung rechts neben der Bahn der Spinne gezeichnet ist) zur Lichtquelle hinüber. An den Punkten *1*, *2* und *3* bleibt die Spinne einige Zeit sitzen.

Beispiel 4. Sp. Nr. XXIV. 7. VIII. 1928. Abb. 13a—c.

Die Spinne ist diesmal an die Lampe L_1 *gegenüber* dem Schlupfwinkel gewöhnt.

Kontrollversuch ohne Umschaltung.

14.25 Uhr wird bei *F* (siehe Abb. 13a) eine kleine Fliege ins Netz geworfen — die Spinne kommt, packt sie und trägt die Beute geraden Weges zum Schlupfwinkel.

Drei Umschaltungsversuche.

14.42 Uhr wird das Licht vertauscht (L_1 aus, L_2 an) und dann eine kleine Fliege ins Netz geworfen — die Spinne packt sie und läuft wie in Abb. 13a angegeben, mit der Beute übers Netz. Sie findet den Schlupfwinkel erst nach etwa $^1/_2$ Minute.

Gleich nach diesem Versuch werden die ursprünglichen Beleuchtungsverhältnisse wiederhergestellt.

15.01 Uhr wird der obige Versuch wiederholt — auch diesmal geht die Spinne in die Irre und erreicht den Schlupfwinkel erst 15.03 Uhr (Abb. 13b).

Dann werden die ursprünglichen Beleuchtungsverhältnisse wiederhergestellt.

15.32 Uhr wird nochmals ein Umschaltungsversuch vorgenommen — die Spinne geht aber-

L_2

L_1

Abb. 13a.

mals in die Irre, und zwar mit besonders vielen deutlichen Schleifen nach dem der Lichtquelle gegenüberliegenden Punkt (Abb. 13c). Sie bleibt schließlich an der mit einem × bezeichneten Stelle unter dem Kartonrahmen sitzen. Den gestrichelten Teil der Bahn hat sie auf der Unterseite des Netzes zurückgelegt. (Der weitere Verlauf des Versuches ist hier belanglos.)

Ergebnisse der geschilderten Versuche mit Umschaltung des Lichts.

Über die Resultate obiger Versuche läßt sich folgendes sagen:

1. Wir sehen bei Versuch 1 (Abb. 10) eine deutliche Desorientierung, die aber nicht nach einer bestimmten Richtung geht: die Spinne läuft planlos im mittleren Netzbereich umher. 20 weitere Versuche dieser Art an derselben Spinne verliefen ähnlich wie der geschilderte.

2. Wir finden auch bei Versuch 2 (Abb. 11) eine Desorientierung, aber sie ist diesmal deutlich gerichtet: die Spinne (und zwar dieselbe wie in Versuch 1) sucht den Schlupfwinkel nach der Umschaltung auf der Lichtseite und mehrfach genau an der dem Licht zu nächst gelegenen Netzstelle. (Die Dressurlampe hatte sich auf der Schlupfwinkelseite befunden!) Ähnlich wie dieses Experiment verliefen 16 weitere Versuche mit der gleichen Spinne. Zwei Experimente, auch mit dem gleichen Tier, stehen im Orientierungsgrad der Irrgänge zwischen Typus 1 und 2.

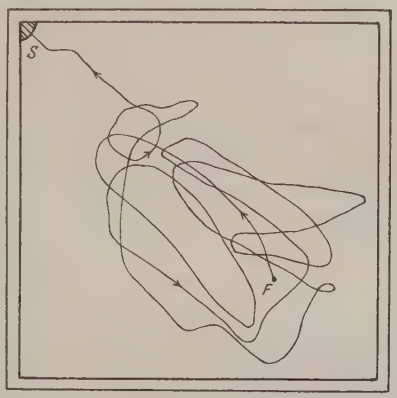


Abb. 13b.

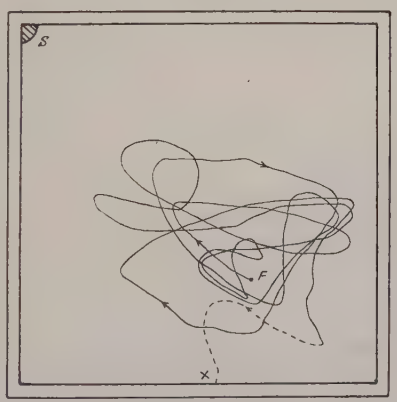


Abb. 13c.

Abb. 13a—c. Ähnliche Versuche wie in den drei vorhergehenden Diagrammen wiedergegeben, aber jetzt befindet sich die Dressurlampe *gegenüber* dem Schlupfwinkel. Umschaltung unmittelbar vor Fütterung. Die Irrgänge sind in den Abb. 13a und b der Umschaltung nur ungefähr, in der Abb. 13c aber sehr gut koordiniert.

3. In Versuch 3 (Abb. 12) zeigt die Spinne dieselbe Reaktion wie in Versuch 2. Ganz besonders bemerkenswert dabei ist aber, daß die Spinne *an einem einzelnen Faden* zu der Lichtseite zu gelangen sucht. Die Spinne sucht also die Lichtseite zu erreichen, trotzdem sie auf *ganz andere tastliche Verhältnisse stößt* (weiteres siehe S. 585).

Der Versuch ist überdies — wenn auch als einziger dieser Art — noch in anderer Hinsicht bedeutsam. Bei der seitlichen Beleuchtung aller dieser Versuche sind nicht nur in der Umgebung, sondern auch im Netz selbst optische Unterschiede gegeben, denn das Gespinst reflektiert das von der Lampe her schräg auffallende Licht. Diese Lichtreflexe müssen sich natürlich stets zusammen mit der Lampenumschaltung verschieben und es ist zunächst nicht entschieden, ob sich die Spinne an der Lampe selbst oder an diesen Netzreflexen orientiert. Bei dem Hinüberklettern an dem einzelnen Faden sind aber die optischen Merkmale des Netzes ausgeschaltet, so daß die Spinne sich in diesem Falle nur nach der Lampe gerichtet haben kann.

4. In Versuch 4 ist die Spinne im Gegensatz zu den Versuchen 1—3 an eine Lichtquelle *gegenüber* dem Schlupfwinkel gewöhnt. Sie benützt auch bei dieser Anordnung die Lampe zur optischen Orientierung (im ganzen vier Versuche, alle mit der gleichen Spinne, davon einer mit deutlich gerichteten, einer mit planlosen und zwei mit ziemlich gerichteten Irrgängen).

Die Gleichsinnigkeit *aller* Resultate trotz verschiedener Stellung der Dressurlampe zeigt, daß die Reaktion der Spinne *nicht auf einer einfachen positiven oder negativen Phototaxis* beruhen kann. Denn wir können die Spinne gleich gut so dressieren, daß sie beim Umschaltungsversuch dem Lichte nachläuft, wie auch so, daß sie den Schlupfwinkel gerade an der vom Lichte weggekehrten Seite des Kastens sucht. Versuche, die hätten zeigen können, ob die Spinne auch eine *seitlich* von ihrem Weg gelegene Lichtquelle als Wegweiser benützt, wurden bei dieser Anordnung nicht durchgeführt.

Es kam bei diesen Versuchen nur ganz selten (in zwei Fällen) vor, daß die Spinne, falls die Beleuchtungsverhältnisse vorher längere Zeit hindurch nicht geändert worden waren, infolge der Umschaltung nicht in die Irre ging (Erklärung s. S. 573, Orientierung nach kinästhetischen Eindrücken).

Bei mehrmaliger Wiederholung der Versuche innerhalb kurzer Zeit nimmt aber auch bei diesen Experimenten die Empfindlichkeit auf die Änderung der Beleuchtungsverhältnisse ab. Eine solche allmähliche Abschwächung der Desorientierung zeigen die Abb. 14a—d für das Versuchstier XXIV. (Vgl. die Figurenerklärung.)

Reihe F. Orientierung nach größeren Gegenständen der Netzumgebung. Versuchsanordnung. Es war die Frage, ob die Spinne ebenso wie eine direkte Lichtquelle auch größere Gegenstände der Netzumgebung zur Orientierung verwenden kann. Um dies zu entscheiden, wurden eine Anzahl

Versuche mit Schirmen durchgeführt. Hauptsächlich kamen zwei Schirme, ein weißer und ein schwarzer, zur Verwendung. Jeder Schirm bestand aus einem Brett, das im einen Fall mit weißem Papier, im anderen mit schwarzem Stoff überzogen war. Die beiden Schirme waren

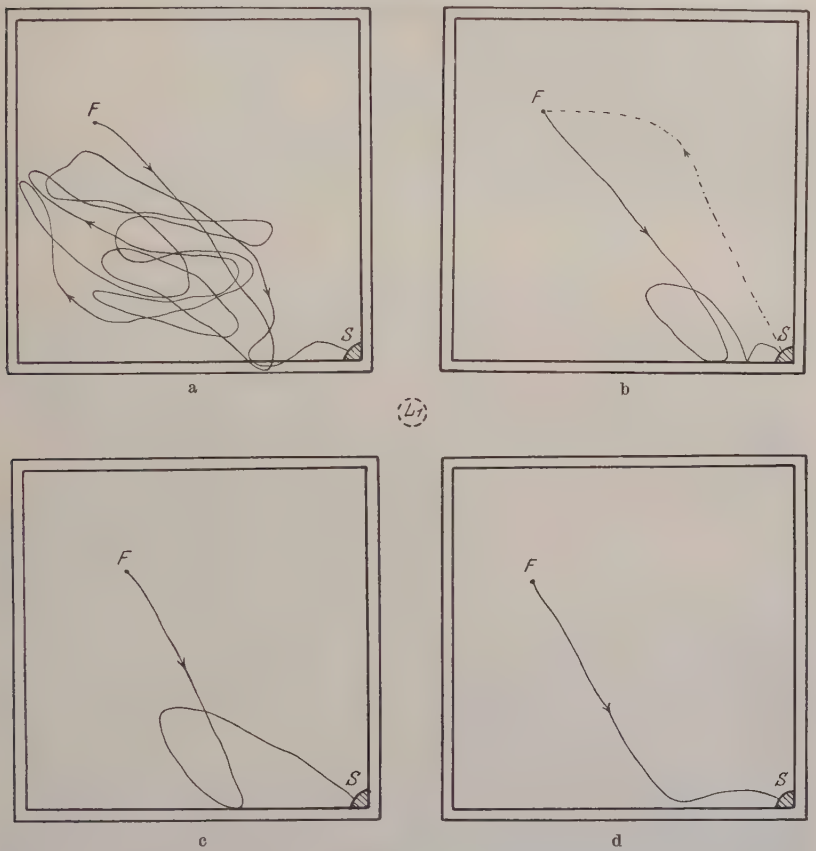


Abb. 14a—d. Schwächerwerden der Desorientierung bei Umschaltung des Lichts in vier aufeinanderfolgenden identischen Versuchen. Künstliche seitliche Beleuchtung im Dunkelzimmer. L_1 ist die Dressurlampe, L_2 die Gegenlampe. Die Spinne ist auf Schlupfwinkel an der Lichtseite (Abb. 14) dressiert. Umschaltung unmittelbar vor Fütterung. Im ersten Versuch (Abb. 14a) geht die Spinne infolge Umschaltung des Lichts (L_1 aus, L_2 an) in die Irre und sucht mit vielen Schleifen den Schlupfwinkel auf der neuen Lichtseite des Kastens. In den zwei folgenden Versuchen (Abb. 14b und c) macht sie nur noch eine einzige Schleife und im letzten (Abb. 14d) erreicht sie den Schlupfwinkel auf fast geradem Wege.

gleich groß und gleich lang wie die Seiten des quadratischen Kastens, in dem die Spinne ihr Netz gesponnen hatte. Ihre Höhe betrug 29 cm. Der schwarze Schirm wurde vertikal direkt an eine der Kastenwände angestellt, wobei er 22 cm über den Kastenrand vorragte. Der weiße wurde auf den oberen Rand einer der Kastenseiten schräg aufgesetzt, so daß er durch das von der Zimmerdecke kommende Licht hell beleuchtet wurde.

Die helle Fläche kehrte er dem Netz zu. Die Beleuchtung des Raumes geschah durch eine elektrische Lampe, die in etwa 3 m Höhe genau über der Mitte des Kastens hing. Das Tier kann sich bei dieser Anordnung nicht nach der Lichtquelle selbst orientieren, wie die Versuchsreihe B gezeigt hat. Es wurde sowohl mit beiden Schirmen zugleich als auch mit nur einen von ihnen experimentiert. Die Schirme wurden zunächst längere Zeit (nicht weniger als einen Tag) auf einer bestimmten Seite des Kastens stehen gelassen und dann beim eigentlichen Versuch unmittelbar vor einer Fütterung der Spinne verstellt. Hatte nun die Spinne den Schirm optisch wahrgenommen und benützte sie ihn beim Zurücklaufen zum Schlupfwinkel als Wegweiser, so mußte dies in ihrem Verhalten nach der Verstellung des Schirmes zum Ausdruck kommen.

A. Versuche mit dem weißen Schirm.

Man kann die vier Seiten des viereckigen Kastens, der das Netz enthält, in zwei Gruppen teilen und als „Schlupfwinkelseiten" diejenigen bezeichnen, in deren Winkel der Schlupfwinkel liegt, als „Schlupfwinkelgegenüberseiten" aber diejenigen, die dem Schlupfwinkel *gegenüber* liegen.

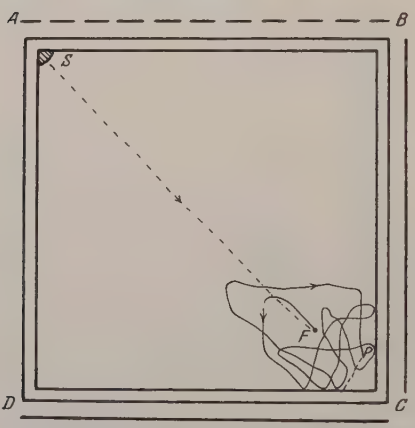


Abb. 15. Drei Versuche mit Verstellung eines weißen Schirmes, der zur Dressur auf der Schlupfwinkelseite *AB* (in der Abbildung ist der Schirm mit der gestrichelten Linie dargestellt) des Kastens gestanden hat. Zwei erste Versuche: jeweilen Verstellung des Schirmes nach *BC*, dann Fütterung bei *F* — keine Desorientierung. Dritter Versuch: Verstellung des Schirmes nach *CD*, dann Fütterung bei *F* — jetzt deutliche Desorientierung, die der Verstellung des Schirmes koordiniert ist. Die Spinne läuft schließlich beim Punkt *P* auf die Netzunterseite über und längs der gestrichelten Linie weiter bis unter den Kastenrahmen, wo sie sitzen bleibt.

Bei allen diesen Versuchen stand der Schirm auf der einen Schlupfwinkelseite des Kastens, wie in Abb. 16 mit der gestrichelten Linie angegeben ist. Damit war der einfachste Fall gegeben: die den Schlupfwinkel suchende Spinne konnte die wegweisende Fläche und den Schlupfwinkel direkt miteinander assoziieren. Die entgegengesetzte und für die Spinne kompliziertere Aufstellung des Schirmes auf einer Gegenüberseite wurde bei den Experimenten mit dem weißen Schirm nicht angewendet.

Beispiel 1. Sp. Nr. XXIV. 18. IX. 1928. Abb. 15.

Der weiße Schirm steht seit dem 7. IX. an der Kastenseite *AB*.

Kontrollversuch ohne Verstellung des Schirmes.

9.50 Uhr wird die Spinne dreimal hintereinander zu *F* (Abb. 15) gelockt, das dritte Mal bekommt sie hier eine kleine Fliege — sie läuft jedesmal geraden Weges zum Schlupfwinkel zurück.

Vier Versuche mit Verstellung des Schirmes.

10.20 Uhr wird der Schirm auf die Seite *BC*, also um 90°, umgestellt und dann eine kleine Fliege bei *F* ins Netz geworfen — die Umstellung hat keine Wirkung; die Spinne trägt ihre Beute *geraden Weges* zum Schlupfwinkel. (Nach dem Versuch wird der Schirm gleich wieder an seinen alten Platz gestellt.)

11.08 und 12.12 Uhr wird der Versuch von 10.20 Uhr mit genau demselben negativen Erfolg wiederholt. (Nach jedem dieser Versuche kommt der Schirm wieder in die alte Stellung *AB*.)

14.01 Uhr wird der Schirm von *AB* auf die dritte, nämlich die Seite *CD* des Kastens gestellt (Abb. 15) und dann wieder eine kleine Fliege bei *F* ins Netz geworfen — jetzt geht die Spinne in die Irre, sie läuft, wie in Abb. 15 angegeben ist, in der dem Schlupfwinkel gegenüberliegenden Ecke *C* suchend herum. Schließlich geht sie bei Punkt *P* auf die Netzunterseite über und längs der gestrichelten Linie weiter bis unter den Kartonrahmen, wo sie am Gespinst sitzen bleibt. (Der Versuch wird nun abgebrochen, d. h. die Spinne wird nicht länger unter Beobachtung gehalten.)

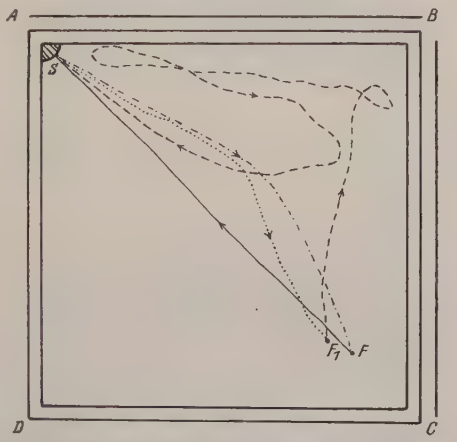


Abb. 16. Zwei Versuche. Erster Versuch: Kontrollexperiment ohne Verstellung des Schirmes, der zur Dressur auf der Seite *AB* des Kastens steht. Die Spinne wird zu *F* aufs Netz herausgelockt aber nicht gefüttert — sie läuft geraden Weges zum Schlupfwinkel zurück. Zweiter Versuch: Verstellung des Schirmes nach *BC*, dann wird die Spinne zu *F* gelockt — sie läuft mit Irrgängen zum Schlupfwinkel zurück und der Weg ist der Verstellung koordiniert.

Resultat. Der letzte Versuch zeigt klar, daß die Spinne durch die Verschiebung des Schirmes außerhalb des Netzes desorientiert wird. Damit ist zunächst einmal bewiesen, daß sie den Schirm überhaupt gesehen hat. Das Diagramm zeigt aber auch noch, daß die *Richtung*, in der die Spinne den Schlupfwinkel nach der Verschiebung sucht, *dieser Verschiebung koordiniert ist*, eine Beobachtung, die sich in fünf weiteren Versuchen gleicher Art (Schirm bei *CD*) wiederholte. Sie sucht ihn an dem während des Rückwegs für sie links liegenden Schirmrand. Mit anderen Worten: Die Spinne hat die relative Lage des Schirmes zum Schlupfwinkel *gedächtnismäßig fixiert und hat nun diese Assoziation als Wegweiser benützt.*

Es fällt bei den beschriebenen Experimenten auf, daß eine Verschiebung des Schirmes von *AB* nach *BC* keine Desorientierung zur Folge hatte. Im ganzen verliefen so sechs Versuche. In zwei weiteren Experimenten dieser Anordnung aber kam eine Ablenkung geringeren Grades (und auch hier mit der Verschiebung des Schirmes koordiniert) zustande, wofür im folgenden Protokoll ein Beispiel gegeben ist.

Beispiel 2. Sp. Nr. XXIV. 4. X. 1928. Abb. 16.

Der weiße Schirm steht seit dem 7. IX. auf der Schlupfwinkelseite *AB* des Kastens, wie in Abb. 16 angegeben ist. Seit dem 2. X. befand die Spinne sich im Dunkeln, am 4. X. morgens 9 Uhr wird das Licht wieder angedreht.

Kontrollversuch ohne Verstellung des Schirmes.

9.58 Uhr wird die Spinne zu *F* gelockt und dann (sie bleibt bei *F* sitzen) vom Beobachter erschreckt — sie läuft geraden Weges zum Schlupfwinkel zurück (Abb. 16).

Versuch mit Verstellung des Schirmes.

16.05 Uhr wird der Schirm nach der Seite *BC* des Kastens verschoben und dann die Spinne mit einer Lockfliege zu F_1 gelockt. Darauf (die Spinne bleibt bei F_1 sitzen) wird sie vom Beobachter verscheucht — sie läuft mit Irrgängen, wie in Abb. 16 angegeben, zum Schlupfwinkel zurück.

Versuche mit Verstellung des Schirmes.

	Desorientierung		
	ohne	mit	
		schwach	stark
Von *AB* nach *BC* (Beispiel Abb. 16)	6	2	—
Von *AB* nach *CD* (Beispiel Abb. 15)	2	3	6
Von *AB* nach *AD*.	1	2	1

In der Tabelle ist das Resultat aller Versuche mit dem weißen Schirm zusammengefaßt und sie zeigt folgendes: Wie schon erwähnt, führt die Verschiebung des Schirmes von der Schlupfwinkelseite *AB* auf die Gegenüberseite *BC* zu keiner oder höchstens einer geringen Desorientierung. Dasselbe gilt für die entsprechende Umstellung nach der Seite *AD*. Die stärkere Verschiebung des Schirmes auf die Gegenüberseite *CD* aber hat fast immer deutlich stärkere Irrgänge zur Folge.

Diese verschiedenartigen Resultate sind vielleicht wie folgt zu erklären.

Homann (1928, S. 225) hat gezeigt, daß die Salticiden ihre gesamte Umgebung übersehen, soweit diese nicht vom eigenen Körper verdeckt wird. Die Gesichtsfelder der einzelnen Augen umfassen allerdings jedes für sich *nur einen beschränkten Teil* des Gesamtgebietes, ergänzen sich aber gegenseitig.

Es ist wahrscheinlich, daß dies auch für Netzspinnen, und damit für *Agelena* gilt (vgl. Homann, S. 225). Wenden wir dies auf das Resultat unserer Experimente an, so kommen wir zu folgender Erklärungsmöglichkeit.

Die von F zum Schlupfwinkel zurückkehrende Spinne übersieht ihre gesamte Umgebung oberhalb des Kastenrandes. Wird nun der Schirm von *AB* nach *BC* verschoben, so liegt er noch in der *gleichen* (rechten) Hälfte ihres Gesichtsfeldes. Es werden zweifellos zum Teil noch die

gleichen Augen getroffen wie bei der Schirmstellung AB. Ähnliches wird auch für die Umstellung des Schirmes nach AD gelten. Wird der Schirm dagegen nach CD verschoben, so liegt er nicht nur im gegenüberliegenden linken, sondern zugleich auch im hinteren Bereich des Gesichtsfeldes der zum Schlupfwinkel zurückkehrenden Spinne und es ist klar, daß in diesem Falle die Verschiebung des Reizes im perzipierenden Apparat eine größere sein muß, wie bei der Verschiebung des Schirmes nach BC oder AD. Daher die verschieden starke Reaktion in den drei Fällen.

B. Versuche mit dem schwarzen Schirm.

Mit dem schwarzen Schirm wurden nur wenige Experimente durchgeführt, und zwar ein Versuch mit der gleichen einfachen Anordnung wie mit dem weißen Schirm und drei Versuche bei denen der Schirm zur Dressur gegenüber dem Schlupfwinkel aufgestellt wurde. Alle diese vier Experimente wurden wiederum an der gleichen Spinne Nr. XXIV angestellt.

1. *Der Schirm steht zur Dressur auf der Schlupfwinkelseite AB des Kastens.*

Sp. Nr. XXIV. 26. X. 1928. Abb. 17 a—e.

Der Schirm wurde am 23. X. auf der Schlupfwinkelseite AB (Abb. 17a) aufgestellt.

Zwei Kontrollversuche ohne Verstellung des Schirmes.

10.50 Uhr wird die Spinne zu F gelockt — sie kehrt von hier geraden Weges zum Schlupfwinkel zurück, läuft aber nicht in die Röhre hinein, sondern über den Eingang hinweg auf den Kastenrand[1], wo sie sitzen bleibt (Abb. 17a $\times_1$), sich an den Schirm anschmiegend. Die Spinne wird gleich darauf vom Beobachter in den Schlupfwinkel hineingetrieben.

10.52 Uhr wird nochmals ein Kontrollversuch vorgenommen — er verläuft genau wie der eben beschriebene.

Sieben Versuche mit Verstellung des Schirmes.

10.54 Uhr wird der Schirm gegenüber dem Schlupfwinkel aufgestellt (Seite CD) und dann die Spinne zu F gelockt — sie bleibt hier sitzen bis 10.56 Uhr, dann läuft sie zum Schirm, wo sie genau wie 10.50 Uhr auf dem Kastenrand sitzen bleibt (Abb. 17b $\times_2$);

11.08 Uhr wird die Spinne vom Beobachter gestört — sie läuft zu der mit $\times_3$ (Abb. 17c) bezeichneten Stelle und bleibt hier sitzen; dann wird der Schirm nach AD (Abb. 17c) verschoben und gleich darauf eine Fliege bei F ins Netz geworfen — die Spinne packt sie und läuft mit der Beute dem Schirme nach bis $\times_4$, wo sie auf dem Kastenrand am Schirm sitzen bleibt.

Gleich darauf wird der Schirm wieder verstellt, ohne daß die Spinne dabei gestört wird. Er steht jetzt wieder auf der Seite CD (Abb. 17d) des Kastens;

11.14 Uhr läuft die Spinne, wie die Abb. 17d zeigt, spontan mit der Fliege über das Netz, beim o unter den Kartonrahmen, gleich wieder hervor und zu der mit

[1] Der Schlupfwinkeleingang war im Verlaufe der Zeit ziemlich stark zusammengefallen, so daß die Spinne Mühe hatte, ihn zu finden oder in ihn hineinzugelangen.

$\times_5$ bezeichneten Stelle auf dem Kastenrand, wo sie wieder genau wie bei den vorigen Versuchen sitzen bleibt (mit den Beinen der linken Seite hält sie sich an den Schirm, mit denjenigen der rechten Seite ruht sie auf dem Kastenrand);

11.17 Uhr wird der Schirm von neuem, und zwar an die Seite AD umgestellt — die Spinne bleibt an ihrem alten Ort bis 11.21 Uhr auf dem Kastenrand sitzen, dann läuft sie, wie in der Abb. 17e wiedergegeben, zu der mit $\times_6$ bezeichneten Stelle, wo sie wie 11.14 Uhr am Schirm sitzen bleibt;

11.23 Uhr wird der Schirm wiederum verschoben, diesmal nach der Seite AB (Abb. 17e);

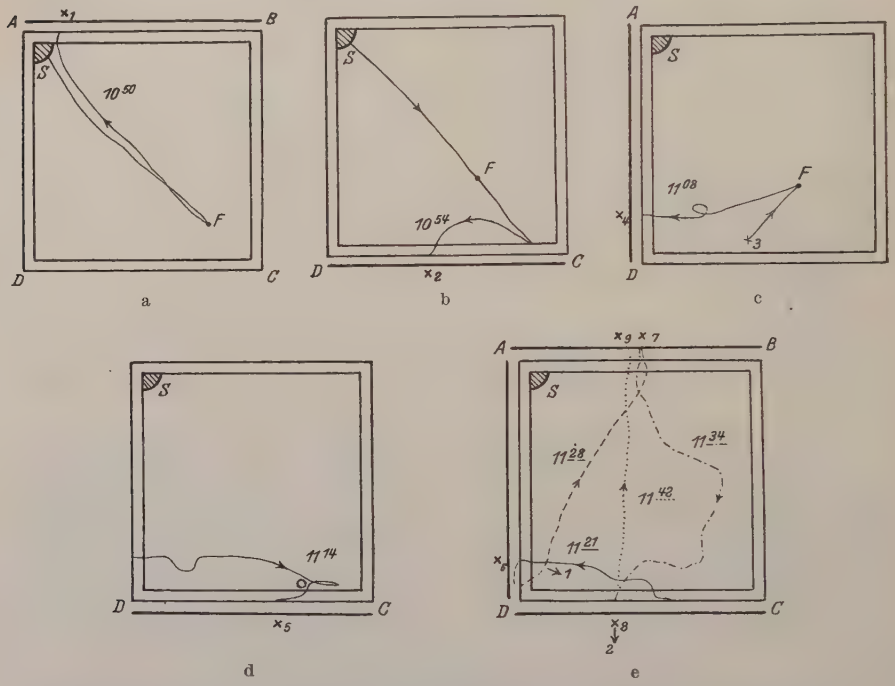


Abb. 17a—e. Versuche mit Verstellung eines schwarzen Schirmes, der zur Dressur auf der Seite AB des Kastens stand. Zunächst ein Kontrollversuch (Abb. 17a und b). — Die Spinne, die jeweilen zu F herausgelockt aber nicht gefüttert wird, läuft geraden Weges zurück, aber nicht in die Wohnröhre hinein, sondern auf den Kastenrand, wo sie am Schirm sitzen bleibt. Abb. 17b—e. Acht Versuche mit Verstellung des Schirmes. Die Spinne läuft den Schirm nach und bleibt jeweilen bei $\times_{2,\ 3—8}$ an ihm sitzen. Für genauere Einzelheiten siehe Text.

11.28 Uhr läuft die Spinne (sie saß mit dem Kopfe in der durch einen $\rightarrow_1$ angegebenen Richtung) ohne Zögern und mit der in Abb. 17e wiedergegebenen Bahn von $\times_6$ wiederum dem Schirme nach zu $\times_7$. Sie richtet sich also deutlich nach einem bestimmten Ziel, d. h. nach dem schwarzen Schirm und bleibt dann wieder, wie in den früheren Fällen, auf dem Kastenrand sitzen (Abb. 17e $\times_7$);

11.32 Uhr wird der Schirm abermals, und zwar nach CD (Abb. 17e) verstellt — die Spinne bleibt bis 11.34 Uhr auf dem Kastenrand sitzen, dann läuft sie, wie die Abb. 17e zeigt, zum Schirm und bleibt hier, wie gewohnt, auf dem Kastenrand bei $\times_8$ sitzen;

11.35 Uhr wird der Schirm zum letzten Male verschoben, zurück nach AB (Abb. 17e) — die Spinne bleibt bis 11.42 Uhr sitzen (Kopf in Richtung $\rightarrow_2$), dann

kehrt sie sich um, bleibt noch kurz an Ort und Stelle und läuft nun geradlinig zu dem schwarzen Schirm hinüber, wo sie wieder auf dem Kastenrand sitzen bleibt (Abb. 17e). (Der Versuch wird hier abgebrochen.)

Resultat. Die ersten Versuche mit Verstellung des Schirmes (Abb. 17c, d und e, 11.21 Uhr) zeigen eine der Verschiebung gut koordinierte Desorientierung. Doch wäre es gewagt, aus diesen wenigen Fällen den Schluß zu ziehen, daß es sich hier, wie bei den Versuchen mit dem weißen Schirm, wirklich um eine genaue Assoziierung der Lage des Schlupfwinkels zur Schirmfläche handelt.

Im weiteren Verlauf der Versuchsreihe (Abb. 17e, 11.28, 34 und 42 Uhr) wird die Koordination der Orientierung undeutlich, diese selbst bleibt aber doch ganz auffällig mit dem Schirm verknüpft. Wir sehen, daß die Spinne nicht mehr an einem bestimmten Ort am Schirm läuft, daß sie aber nach wie vor deutlich von der Schirmfläche angezogen wird.

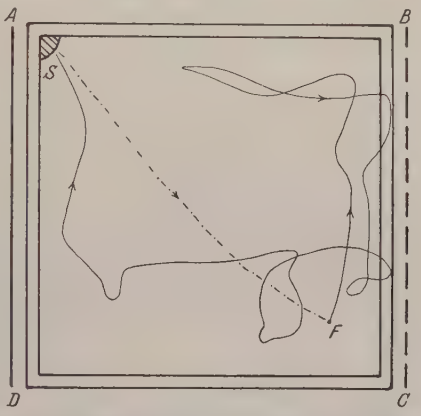


Abb. 18. Irrgänge einer *Agelena* infolge Verstellung eines schwarzen Schirmes, der zur Dressur gegenüber dem Schlupfwinkel, auf der Seite *BC* des Kastens, stand. Fütterung unmittelbar nach Verstellung des Schirmes. Der Irrweg ist der Verstellung zwar nicht koordiniert, aber die Spinne sucht den Schlupfwinkel „richtig" auf der gegenüber dem Schirm gelegenen Kastenseite.

Es gibt hier zwei Erklärungsmöglichkeiten:

1. Es handelt sich um eine rein assoziative Handlung: die Spinne sucht den Schirm deshalb auf, weil er ursprünglich am Schlupfwinkel lag und sie seine Lage mit derjenigen des Schlupfwinkels assoziiert hat.

2. Dem schwarzen Schirm und der Wohnröhre, die unter dem Kartonrahmen in die dunkle Kastenecke hineinführt, ist die Dunkelheit an und für sich gemeinsam und die Spinne lief dem Schirm vielleicht deshalb nach, weil seine Dunkelheit mit derjenigen des Schlupfwinkels übereinstimmt. In diesem Falle würde es sich nicht um eine spontan (d. h. erst nach der Aufstellung des Schirmes bei *AB*) gebildete Assoziation handeln, sondern um eine Anziehung durch die Dunkelheit an und für sich, der für die Spinne mit zum Komplex „Schlupfwinkel" gehören würde. Wahrscheinlich trifft beides zu. Es zeigen dies die im folgenden Abschnitt besprochenen Versuche.

2. *Versuche mit Aufstellung des schwarzen Schirmes gegenüber dem Schlupfwinkel.*

Beispiel 1. Sp. Nr. XXIV. 30. X. 1928. Abb. 18.

Der schwarze Schirm steht seit dem 29. X. auf der Seite *BC* des Kastens. Sein Standort ist in der Abb. 18 durch eine gestrichelte Linie bezeichnet.

Kontrollversuch ohne Verstellung des Schirmes.

11.18 Uhr wird die Spinne mittels einer Lockfliege zu *F* gelockt — sie bleibt hier einen Moment sitzen und läuft dann geraden Weges zum Schlupfwinkel zurück.

Versuch mit Verstellung des Schirmes.

11.24 Uhr wird der Schirm nach der Seite *AD* verstellt und dann eine Fliege an der gleichen Stelle *F* wie im Kontrollversuch ins Netz geworfen — die Spinne packt die Beute und trägt sie, wie die Abb. 18 zeigt, mit Irrgängen zum Schlupfwinkel.

Beispiel 2. Sp. Nr. XXIV. 30. X. 1928. Abb. 19.

Der Schirm steht zur Dressur auf der Seite *BC* des Kastens gegenüber dem Schlupfwinkel (vgl. Abb. 19).

Kontrollversuch ohne Verstellung des Schirmes.

10.40 Uhr wird die Spinne zu *F* gelockt — sie läuft gleich und geraden Weges zum Schlupfwinkel zurück.

Versuch mit Verstellung des Schirmes.

10.44 Uhr wird der Schirm nach *AB* verschoben und dann bei *F* mit einer lebenden Fliege gelockt — die Spinne kommt geraden Weges, läuft über die Stelle *F* hinweg bis zum Kartonrahmen, wo sie kurz sucht, dann will sie zurück zum Schlupfwinkel; sie biegt aber bald *nach dem schwarzen Schirm* ab, läuft dann in kurven- und schleifenreicher Bahn übers Netz umher und schließlich beim × auf den Schirm. Sie klettert an ihm empor und läuft über den oberen Rand auf die vom Kasten abgekehrte Seite, wo sie schließlich hinter einer Falte des Stoffes sitzen bleibt (10.50 Uhr) (Abb. 19).

Abb. 19. Irrgänge einer *Agelena* infolge Verstellung eines schwarzen Schirms, der zur Dressur auf der Seite *BC* des Kastens gegenüber dem Schlupfwinkel stand, nach der Kastenseite *AB*. Verstellung des Schirmes unmittelbar bevor die Spinne zu *F* aufs Netz herausgelockt wird. Als Spinne zum Schlupfwinkel zurückkehren will, geht sie in die Irre; die Irrgänge sind der Verstellung nicht koordiniert, doch sucht die Spinne hauptsächlich „richtig" in einer der beiden gegenüber dem Schlupfwinkel gelegenen Kastenecken. Die Spinne läuft schließlich beim × auf den Schirm und bleibt an ihm sitzen.

Ergebnisse. Die Resultate der geschilderten Versuche sind folgende:

1. In beiden Versuchen führt die Verstellung des Schirmes zu einer deutlichen Desorientierung der Spinne. Die Irrgänge sind aber der Verschiebung *nicht* koordiniert. Die Tatsache jedoch, daß die Spinne infolge der Verstellung überhaupt in die Irre ging, beweist, daß das Tier mindestens die ungefähre relative Lage des Schirmes zum Schlupfwinkel gedächtnismäßig festgehalten hatte und daß diese Assoziation eine gewisse orientierende Bedeutung für sie besaß.

2. Im ersten Beispiel läuft die Spinne nach der Verstellung des Schirmes auf die ihm abgewandte Seite. Von einem Bevorzugen der Schirmseite des Kastens ist hier keine Rede. Dieses Verhalten zeigte die Spinne nur in diesem einen Versuch.

Im zweiten Experiment gehen zahlreiche Irrwege der Spinne zunächst nach der Schirmseite des Kastens hin obwohl der Schirm *während der Dressur gegenüber* dem Schlupfwinkel gestanden hatte. Ähnlich verhielt sich die gleiche Spinne Nr. XXIV in einem weiteren Versuch der gleichen Anordnung.

Ein gleiches Verhalten zeigten außerdem zwei Versuche an einer anderen Spinne (Nr. XXXI), bei denen der Kasten (um 90°) gedreht wurde, während der schwarze Schirm an Ort und Stelle blieb. Auch bei diesen Versuchen stand der Schirm zur Dressur gegenüber dem Schlupfwinkel. Die Spinne wurde infolge der Drehung desorientiert, die Irrgänge waren aber der Verschiebung nicht koordiniert. Vielmehr suchte das Tier den Schlupfwinkel in beiden Fällen hauptsächlich auf der Schirmseite des Kastens.

Es handelt sich in allen diesen Fällen um ein Bevorzugen der schwarzen Fläche an und für sich, um eine einfache negative Phototaxis.

Bei diesen Experimenten haben wir es nach meiner Meinung mit einer Handlung zu tun, die durch zwei verschiedene Ursachen bedingt ist. Die Verwirrung wird *primär* durch die Verschiebung der relativen Lage des Schirmes zum Schlupfwinkel verursacht. Wirksam ist dabei eine in gewissem Grade richtungangebende Assoziation, die die Spinne von der gegenseitigen Lage des Schirmes und des Schlupfwinkels gebildet hat. Hat der Eingriff in diese Assoziation durch Verstellung des Schirmes die Verwirrung einmal ausgelöst, so macht sich ein anderer Faktor geltend: die Vorliebe des Tieres für die Dunkelheit an und für sich. Dieser Faktor bestimmt nun die *Richtung*, in der die Irrgänge der Spinne gehen.

Die Vorliebe der Spinne für Schwarz stellte sich auch bei Versuchen heraus, in denen mit dem schwarzen und dem weißen Schirm zugleich experimentiert wurde. Die beiden Schirme standen während der Dressur auf den Schlupfwinkelseiten und wurden im Umstellungsversuch auf die Gegenüberseiten gesetzt. Die heimkehrende Spinne suchte den Schlupfwinkel dann zwar in der „richtigen" Ecke, aber sie zeigte dabei eine gewisse Bevorzugung der dunklen Seite dieser Ecke, indem sie in zwei (von im ganzen vier) Fällen direkt auf den schwarzen Schirm lief. Beim weißen Schirm kam dies niemals vor.

Wenn auch diese Schirmversuche nur als Stichprobe zu bewerten sind, so zeigen sie doch schon, daß die Spinne, wenigstens bei Lichteinfall von oben, große Gegenstände der Netzumgebung optisch wahrnimmt, ihre Lage mit derjenigen des Schlupfwinkels assoziiert und solche Assoziationen beim Zurücklaufen zum Schlupfwinkel als Wegweiser benutzt.

Festzustellen wäre noch, wie groß die kleinsten Schirme oder Flächen sind, auf deren Verschiebung die Spinne noch optisch reagiert. Man könnte dies untersuchen, indem man die Spinne von vornherein auf einen kleinen Schirm zu dressieren suchte, oder indem man einen großen Schirm nach gelungener Dressur durch einen kleineren ersetzen würde.

Ferner wäre zu untersuchen, inwiefern sich solche Schirme gegenüber dem direkten Licht seitlicher Lichtquellen durchsetzen können. Einige Versuche mit kleineren Schirmen, die ich im Fensterraum mit seitlichem Tageslicht anstellte, führten zu einem für die Schirme vollkommen negativen Ergebnis.

Statt Schirmen könnte man schließlich, um den natürlichen Verhältnissen nahe zu kommen, Topfpflanzen bestimmter Form und Größe und ähnliches verwenden.

Reihe G. Versuche über die für das Zustandekommen einer optischen Orientierung nötige Zeit.

Versuchsanordnung. Es ist von Interesse festzustellen, wieviel Zeit es überhaupt braucht, bis eine neue optische Situation von der Spinne zur Orientierung im Netz benutzt wird. Dies kann wieder durch Drehversuche gezeigt werden. Sobald die Spinne unter den neuen optischen Verhältnissen bei Drehung des Kastens in die Irre geht, ist bewiesen, daß sich eine neue optische Assoziation gebildet hat.

Die Versuche wurden sowohl bei gewöhnlichem Tageslicht im Fensterraum, wie auch bei künstlichem Licht im Dunkelzimmer durchgeführt. Die Aufstellung der Kästen war die gleiche wie bei den oben geschilderten Drehversuchen.

Beispiel. Sp. Nr. XXX. 30. VII. 1928. Abb. 20a und b.

Der Versuch wird im Fensterraum vorgenommen, das Tageslicht kommt von links. Die Spinne hat ihr Netz in einem runden Glasgefäß (siehe S. 573) gesponnen. Sie sitzt vor jeder Fütterung in Abwartestellung am Ausgang der Wohnröhre.

Vorversuch.

Der Schlupfwinkel befindet sich in Stellung S (Abb. 20b).

9.40 Uhr wird eine kleine Fliege bei F ins Netz geworfen — die Spinne trägt sie geraden Weges zum Schlupfwinkel;

9.44 Uhr wird der Behälter um 180° gedreht, jetzt liegt der Schlupfwinkel bei S_1 (Abb. 20a) und dann wird an der entsprechenden Stelle (F_1) wie bei der vorigen Fütterung eine kleine Fliege ins Netz geworfen — die Spinne läuft mit ihr zunächst richtig halbwegs zum Schlupfwinkel zurück bis R, kehrt dann um und sucht die Wohnröhre dort, wo sie sich vor der Drehung befunden hat; zweimal läuft sie genau an die Stelle (S), wo der Schlupfwinkel ursprünglich lag. Schließlich findet sie die Wohnröhre (S_1) auf ziemlich geradem Wege.

Damit ist bewiesen, daß die Spinne die Beleuchtungsverhältnisse der Abb. 20b zur Orientierung benutzt hat.

Eigentliche Versuche. 1. Phase: Orientierung ohne optischen Wegweiser.

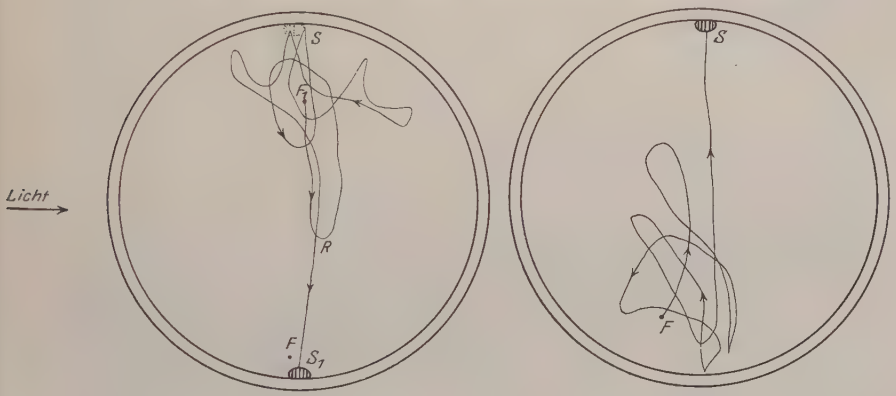
9.58 Uhr. Das Glasgefäß wurde nach Ablauf des vorigen Versuches in Stellung S_1 belassen. Es wird wieder an der Stelle F_1 eine Fliege ins Netz geworfen — die Spinne trägt die Beute ohne Umwege zum Schlupfwinkel.

Resultat: Die Spinne hat aus dem eben vorausgegangenen Versuch (9.44 Uhr) *gelernt. Sie findet jetzt den Schlupfwinkel S_1 ohne Umweg. Sie hat sich also den neuen Verhältnissen angepaßt, die nächsten Versuche zeigen jedoch, daß es sich dabei nicht um eine optische Umorientierung handelt.*

10.07 Uhr. Das Glasgefäß, das seit 9.44 Uhr, also 23 Minuten lang, in Stellung S_1 gestanden hat, wird abermals um 180° gedreht und kommt damit in Stellung S zurück. Dann wird die Spinne an der gewohnten Stelle F gefüttert — *sie geht nicht in die Irre*, sondern läuft mit der Fliege direkt zur Wohnröhre zurück;

10.10 Uhr neue Fütterung ohne Drehung — die Spinne läuft wiederum mit der Beute geraden Weges zur Wohnröhre zurück;

10.20 Uhr neuer Drehversuch, das Glasgefäß kommt wieder in die Stellung S_1; dann Fütterung an der gleichen Stelle F_1, wie bisher — *die Spinne geht nicht in die Irre.* (Der Behälter wird nach dem Versuch in der Stellung *b* belassen.)



a b

Abb. 20a und b. Gewöhnung einer *Agelena* an eine neue Lage des Behälters. Abb. 20a. Versuch. S = ursprüngliche Lage des Schlupfwinkels. Die Spinne geht infolge Drehung des Glasgefäßes um 180° (der Schlupfwinkel kommt dadurch bei S_1 zu liegen) unmittelbar vor der Fütterung (bei F_1) in die Irre und sucht den Schlupfwinkel bei S. Das Gefäß wird in seiner neuen Lage belassen. Abb. 20b. Gefäß in ursprüngliche Lage zurückgedreht, dann bei F gefüttert — die Spinne sucht jetzt den Schlupfwinkel bei S_1, sie hatte sich also an die neue Lage gewöhnt.

Resultat: Diese Versuche zeigen, daß der richtige Heimweg der Spinne nicht auf einer neuen optischen Assoziation beruht, denn sonst hätte das Tier beim neuen Drehversuch wiederum in die Irre gehen müssen.

Letzter Versuch: Nachweis einer neuen optischen Assoziation.

11.10 Uhr. Das Glasgefäß hat sich jetzt 50 Minuten lang in der Stellung S_1 befunden. Nun wird der Behälter wieder um 180° in Stellung S zurückgedreht (Abb. 20b) und dann eine kleine Fliege an der gewohnten Stelle F ins Netz geworfen — diesmal reagiert die Spinne sehr schön mit deutlichen Irrgängen auf die Drehung.

Resultat: Die Spinne richtete sich jetzt wieder nach optischen Merkmalen, es ist eine neue optische Assoziation zustande gekommen.

Zusammenfassung: In dem geschilderten Versuch kam binnen 50 Minuten eine neue optische Assoziation zustande: 10.20 Uhr reagierte die Spinne noch nicht, 11.10 Uhr aber sehr deutlich auf die Verschiebung der optischen Umgebung.

Es wurden im ganzen acht solche Versuche mit optischer Neuorientierung an drei Tieren durchgeführt, vier davon mit Tageslicht und vier mit künstlichem Licht.

In den vier Tageslichtversuchen kam die Bildung der neuen optischen Assoziation innerhalb 26, 28, 50 (der oben ausführlich geschilderte Versuch) und 99 Minuten zustande. Bei diesen Versuchen konnte das Versuchstier (Nr. XXIII) innerhalb 2 Stunden 33 Minuten seine optische Orientierung dreimal umändern.

In den Versuchen mit künstlicher Beleuchtung (an einem Tier, Nr. XXIV) wurde statt der Drehung des Kastens[1] das Licht umgeschaltet[2].

Auch hier vermochte die Spinne sich ziemlich rasch, und zwar innerhalb 48, 53, 66 und 104 Minuten auf eine neue optische Situation umzustellen.

Außer für die Bildungszeit der optischen Orientierung bieten diese Versuche auch noch in anderer Hinsicht Interesse: sie zeigen, ebenso wie die S. 543 und 548 besprochenen Versuche das *plastische* Verhalten der Trichterspinne, wie es in anderer Versuchsanordnung von Baltzer (S. 182f.) bei der Kreuzspinne gezeigt wurde. Es hörte auch bei diesen Experimenten mit optischer Neuorientierung die Reaktion auf eine Verschiebung bald oder sogleich auf, wenn die Spinne nach einer optischen Desorientierung den Schlupfwinkel einmal wiedergefunden hatte. Sie hat dann zunächst die optische Orientierung überhaupt aufgegeben und andere Orientierungsmittel benützt. Wie sie sich in solchen Fällen orientiert, wird in dem Abschnitt über Orientierung nach anderen als optischen Merkmalen wenigstens teilweise gezeigt werden.

Reihe H. Versuche zur Bestimmung der Reizschwelle der Lichtreaktion.

Methodik. Die Versuchsanordnung bei diesen Experimenten, die zeigen sollten, nach wie schwachem Licht sich die Spinne noch orientieren kann, war die gleiche wie für die S. 541f. erwähnten Drehversuche mit künstlichem Licht. Die elektrische Lampe befand sich, wie bereits (a. a. O.) beschrieben, in einem Kasten, der nur auf der dem Netz zugekehrten Seite das Licht durchließ und hier mit 20 Normalkerzen wirkte. Der Wert wurde photometrisch festgestellt. Zunächst wurde nun diese Seite mit einem Papierblatt und zwei Tüchern abgeblendet; sie ließ bei dieser Anordnung in ganzer Fläche ein schwaches Licht durch. Bei den weiteren Versuchen wurde die Tuchwand durch einen Pappdeckel ersetzt, in dessen Mitte sich eine kreisrunde Öffnung von 14 cm Durchmesser befand (vgl. Abb. 21). Eine einfache Einrichtung ermöglichte es, eine beliebige Anzahl gleichwertiger weißer Papierblätter vor die Öffnung zu

[1] Dieses Versuchstier hatte sein Netz in einem der üblichen Kästen gesponnen.

[2] Die Versuchsanordnung war die gleiche wie für die S. 543f. besprochenen Versuche.

schieben und auf diese Weise das Licht beliebig stark abzublenden. Es wurde hier also eine je nach der Anzahl der Blätter verschieden stark leuchtende Papierfläche zum Reizsender. Das von dem Papier durchgelassene Licht zeigte eine rötlichgelbe Nuance[1]. Der Mittelpunkt der leuchtenden Kreisfläche befand sich $44\,^1/_4$ cm vom Kasten entfernt und $10\,^1/_2$ cm über ihm. Andere optische Merkmale, die für die Spinne eine wegweisende Bedeutung hätten haben können, waren bei diesen Versuchen, die im Dunkelzimmer vorgenommen wurden, nicht vorhanden.

Um die Beobachtung der Spinne bei den schwachen Lichtintensitäten zu erleichtern, wurde der Kasten über einer Mattscheibe aufgestellt, die von unten her schwach beleuchtet wurde. Das von der Scheibe durchgelassene Licht wurde dann noch mittels Auflegen von Papierblättern sehr stark abgeschwächt. Nach allen übrigen Seiten zu war dieses „Unterlicht" völlig abgeblendet. Für die Orientierung der Spinne konnte dieses direkt von unten einfallende gleichmäßige Licht keine Rolle spielen. Dagegen konnte man auch bei schwachem Versuchslicht die Bewegungen der Spinne über dem schwach erhellten Untergrund wenigstens ungefähr verfolgen.

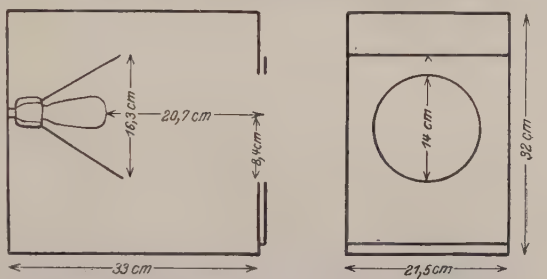


Abb. 21. Der „Lampenkasten". Für nähere Einzelheiten siehe Text.

Zwei Wege standen nun offen, entweder:

1. Die Spinne wurde von Anfang an bei schwachem Licht gehalten, oder 2. die Dressurlampe wurde erst unmittelbar vor dem (Dreh-)Versuch und nur für die Dauer desselben abgeblendet. In beiden Fällen mußte die Drehung des Kastens zeigen, ob die Spinne beim Zurücklaufen zum Schlupfwinkel die schwache Lichtquelle zur Orientierung im Netz benutzte.

Die Versuchstiere befinden sich bei den zwei Versuchsanordnungen optisch in verschiedener Verfassung: im ersten Fall sind sie dunkel, im zweiten hell adaptiert. Inwiefern dies für den Ausfall der von mir durchgeführten Versuche eine Rolle spielte, läßt sich nicht entscheiden.

I. Experimente mit der Versuchsanordnung 1. Schwaches Dauerlicht.

Bei diesen Versuchen strahlte die ganze ($32 \times 21\,^1/_2$ cm messende) vordere Seite des „Lampenkastens", die mit einem Papierblatt und zwei

[1] Inwiefern die rötliche Farbe gegenüber dem Helligkeitswert von Einfluß ist, muß dahingestellt bleiben. Über den Farbensinn der *Agelena* ist nichts bekannt.

Tüchern bedeckt war, dauernd schwaches Licht aus. Es war bei diesen Experimenten so schwach, daß die Spinne nur noch mit Mühe wahrgenommen werden konnte. Die Lichtstärke wurde nicht gemessen. Sie entsprach schätzungsweise derjenigen, welche bei der zweiten Versuchsanordnung (Licht durch eine kreisförmige Öffnung) durch Abblendung mit zwölf Papierblättern entstand. Es entspricht dieser Wert ungefähr derjenigen von $^1/_{625}$ Normalkerzen[1].

Das Licht befand sich in der Dressurstellung gegenüber dem Schlupfwinkel. Die Drehung geschah immer um 180°, so daß sich dann also die

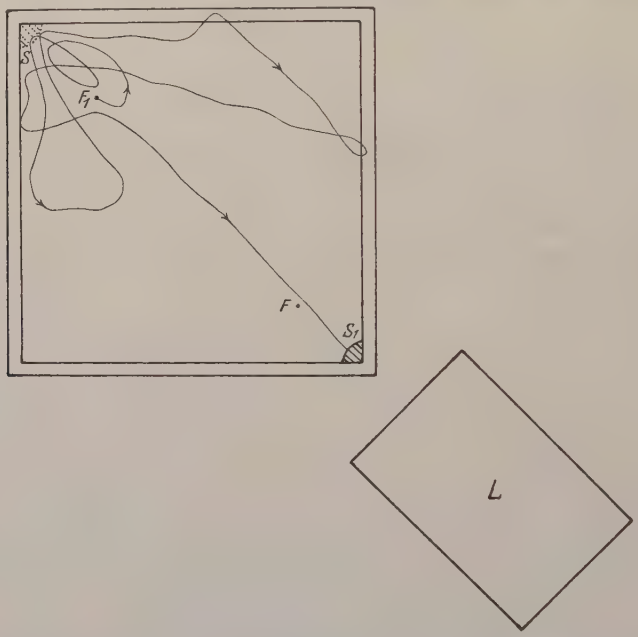


Abb. 22. Dressur auf eine schwache seitliche Lichtquelle im Dunkelzimmer. Kontrollversuch. Der Schlupfwinkel befindet sich in der Dressurstellung bei *S*, gegenüber der Lichtquelle (*L* in der Abbildung). Die Spinne trägt eine bei *F* ins Netz geworfene Fliege geraden Weges zum Schlupfwinkel. Versuch mit Drehung des Kastens um 180°. Unmittelbar nach Drehung Fütterung bei F_1. Die Spinne geht in die Irre und die Irrgänge sind der Drehung gut koordiniert.

Lichtquelle auf der Schlupfwinkelseite befand. Folglich war die Spinne wenn das Licht überhaupt wirksam war, darauf dressiert, den Schlupfwinkel auf der vom Licht abgewendeten Seite zu suchen.

Es wurden mit dieser Anordnung im ganzen sechs Drehversuche vorgenommen. Die Spinne ging in fünf Fällen in die Irre, das sechste Mal

[1] Die in diesem Abschnitt angegebenen Werte wurden im hiesigen physikalischen Institut mit Hilfe des Lummer-Brodhunschen Photometers gemessen. Es handelt sich nur um die *ungefähre* Lichtstärke, da die Methode zu genauen Messungen nicht exakt genug ist.

lief sie ohne Umwege zum Schlupfwinkel zürück. Die Irrgänge waren der Verschiebung des Lichteinfalls in vier Fällen deutlich koordiniert.

Beispiel. Sp. Nr. XXVI. 28. VIII. 1928. Abb. 22.

Die Spinne befindet sich seit dem 24. VIII. im allseitig gleichwandigen fensterlosen Raum und seit dem 25. VIII. mittags unter der schwachen Beleuchtung. Der Kasten steht auf dem Drehtisch; der Schlupfwinkel befindet sich bei *S*.

Kontrollversuch ohne Drehung.

13.44 Uhr. Die Spinne sitzt in Abwartestellung nahe vor dem Eingang des Schlupfwinkels. Es wird bei *F* (Abb. 22) eine Haarmücke ins Netz geworfen — die Spinne packt sie und läuft ohne Umwege zum Lauerplatz zurück.

Drehversuch.

13.49 Uhr wird der Kasten um 180° gedreht und dann eine Haarmücke bei *F* ins Netz geworfen — die Spinne trägt sie mit Irrgängen, wie sie Abb. 22 ungefähr[1] zeigt, zum Lauerplatz.

II. Experimente mit der Versuchsanordnung 2. Licht nur zum Drehversuch abgeschwächt.

Das Licht wird in diesem Falle von der 14 cm großen kreisrunden Öffnung des Lampenkastens durchgelassen. Der Schlupfwinkel befindet sich, ebenso wie bei den unter I besprochenen Versuchen während der Dressur *gegenüber* dem Schlupfwinkel.

Mit dieser zweiten Versuchsanordnung wurde eine ziemlich große Zahl von Versuchen durchgeführt, aber ohne daß ein ganz klares Ergebnis erzielt worden wäre. Es gab neben positiven Fällen viele Fehlschläge.

Die erste methodische Schwierigkeit lag darin, daß die Spinne lernte[2] und auf Grund ihres Lernens das Irregehen bei Wiederholungen der gleichen optischen Versuchsanordnungen sehr bald korrigierte. Sie gebraucht dann andere Orientierungsmittel und kümmert sich nicht mehr um die Beleuchtung. Damit erlischt natürlich die Verwendungsmöglichkeit für weitere Lichtversuche. Es ist auch wohl wahrscheinlich, daß diese Umstellung auf eine nicht optische Netzorientierung bei schwachem Licht leichter eintritt[3].

Gleichwohl haben natürlich die positiven Fälle, d. h. die Drehversuche

---

[1] Infolge der schwachen Beleuchtung des Versuchsraumes konnten hier und in allen ähnlichen Versuchen die Irrgänge der Spinne nur annähernd eingezeichnet werden (vgl. S. 561).

[2] Vgl. die speziellen Versuche über Lernfähigkeit, S. 558 f.

[3] Das Verhalten dieses Versuchstieres weicht deutlich ab von demjenigen der Spinne Nr. XXIV, mit der ebenfalls eine ziemlich große Zahl von Versuchen durchgeführt wurde (vgl. S. 543f.). Zwar wurde auch hier die Reaktion im Verlaufe der Versuchszeit etwas schwächer, aber sie blieb doch bis zum Ende der Versuchsperiode sehr deutlich positiv. In diesem Falle war aber die Beleuchtung wesentlich stärker und ferner sei erwähnt, daß die betreffenden Versuche mit der Spinne Nr. XXIV etwa 2 Monate früher angefangen und etwa $1^1/_2$ Monate früher beendet wurden als diejenigen mit der Spinne Nr. XXVI.

bei schwachem Licht, in denen die Spinne in die Irre geht, ihre Beweiskraft. Es sind diese Fälle im folgenden zusammengestellt.

a) Es wurden der Lampe (die sich gegenüber dem Schlupfwinkel befand) vier Papierblätter vorgeschaltet und damit die Lichtintensität von 20 auf 1 NK., also auf $^1/_{20}$ herabgesetzt. Von den vier derartigen Versuchen verliefen zwei positiv, d. h. die Spinne ging infolge der Kastendrehung in die Irre[1]. Im einen Fall waren ihre Irrgänge der Verschiebung nur ungefähr, im anderen aber gut koordiniert. Dieser letztere Fall ist in dem unten wiedergegebenen Protokoll (siehe Abb. 23) genauer geschildert.

b) In 21 weiteren Versuchen wurden sechs Papiere vorgeschaltet. Die Intensität des Lichtes sinkt dabei auf $^1/_{40}$ des Dressurwertes und beträgt mit dem Photometer gemessen $^1/_2$ NK. Die Spinne lief bei sechs Versuchen in die Irre. Die Irrgänge waren der Verschiebung in fünf Fällen nicht deutlich, im sechsten Fall aber sehr gut koordiniert.

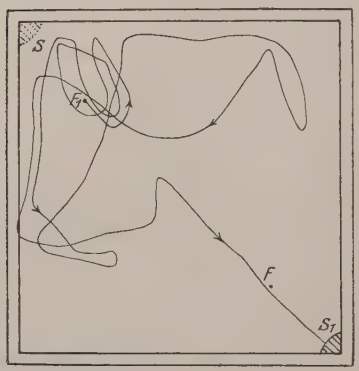


Abb. 23. Dressur auf eine schwache seitliche Lichtquelle im Dunkelzimmer. Siehe Erklärung zu Abb. 22.

c) Endlich wurden noch fünf Versuche mit acht Papieren ausgeführt. Dann ist die Lichtintensität $^1/_{120}$ der normalen ($^1/_6$ NK.). Die Spinne machte in zwei Fällen zahlreiche und der Verschiebung deutlich koordinierte Umwege, in den drei übrigen Versuchen fand sie sich geraden Weges zum Schlupfwinkel zurück.

Beispiel. Sp. Nr. XXVI. 5. IX. 1928. Abb. 23.

Der Kasten steht im allseitig gleichwandigen fensterlosen Raum und befindet sich seit dem 4. IX. morgens unter der Beleuchtung des Dressurlichtes von 20 NK.

Kontrollversuch bei nicht abgeblendeter Lampe. Schlupfwinkel bei S.

8.57 Uhr wird eine kleine Fliege bei F (Abb. 23) ins Netz geworfen — die Spinne packt sie und trägt sie ohne Umwege zum Schlupfwinkel.

Eigentlicher Versuch mit Abblendung der Lampe und mit Drehung des Kastens.

9.23 Uhr werden acht Papiere vor die Lampe geschoben, dann der Kasten um 180° gedreht. Der Schlupfwinkel liegt jetzt bei S_1. Bei F_1 wird eine kleine Fliege

[1] In Kontrollversuchen mit Abschwächung des Dressurlichtes *ohne* Drehung des Kastens läuft die Spinne ohne Umwege zum Schlupfwinkel.

ins Netz geworfen — jetzt geht die Spinne in die Irre, sie trägt die Beute ungefähr wie in Abb. 23 angegeben zum Schlupfwinkel, den sie erst 10.09 Uhr erreicht.

Zusammenfassend läßt sich über die Versuche mit schwachem Licht folgendes sagen:

Es hat sich gezeigt, daß die Spinne sehr schwache Lichtintensitäten (bis hinunter zu etwa $^1/_{500}$ NK.) noch zur Orientierung im Netz verwenden kann. Die gemessenen Lichtstärken sind nur als erste Annäherungswerte zu betrachten. Es erscheint auf Grund des Verhaltens der zu diesen Versuchen verwendeten Spinne möglich, daß bei einer lang andauernden schwachen Beleuchtung die Bedeutung des (schwachen) Lichtes für die Orientierung der Spinne allmählich zugunsten anderer wegweisender Faktoren abnimmt.

Hervorgehoben sei schließlich, daß keine Experimente mit schwachem Tageslicht durchgeführt wurden. Dieses aber könnte infolge seiner anderen Zusammensetzung vielleicht einen anderen Reiz für die Spinne darstellen als das schwache künstliche Licht. Ein Unterschied in der Reaktion auf *starke* künstliche Lichtquellen und gewöhnliches Tageslicht konnte (in den Versuchen der anderen Reihen) nicht festgestellt werden.

3. Einige Betrachtungen über die optischen Leistungen der Agelena.

Über die Sehweite und Sehschärfe der Netzspinnen im allgemeinen liegen nur wenig Angaben vor. Nach E. und G. Peckham sollen gewisse Theridiiden oder Kugelspinnen ihren Kokon aus 10 cm Entfernung mit Hilfe des Gesichtssinnes als solchen erkennen. Hingegen scheint der optische Sinn, wenigstens bei den Radnetzspinnen und Trichterspinnen, zur Wahrnehmung der Beute keine oder höchstens eine sehr geringe Rolle zu spielen. Darauf lassen Beobachtungen von Rabaud (1924) und Baltzer (1923, S. 166) an Kreuzspinnen und von mir selbst (S. 538, Fußnote) an *Agelena* schließen.

Auf Grund unserer Versuche können wir die optischen Leistungen unseres Versuchstieres nun genauer umschreiben als dies auf Grund der eben zitierten Beobachtungen früherer Autoren für die betreffenden Spinnen möglich war.

Wir müssen folgende Möglichkeiten unterscheiden: die Wahrnehmung des Lichtes entfernter Lichtquellen, dessen Einfallsrichtung zur optischen Orientierung im Netz benützt wird; die Wahrnehmung größerer Gegenstände oder Flächen, die ebenfalls der optischen Orientierung dienen können; das Sehen kleiner Objekte, wie unbeweglicher Beutestücke, die die Spinne ergreift.

1. Daß die Spinne Lichtquellen zur Orientierung benützt, wurde ausführlich untersucht und festgestellt. Die Frage allerdings, wie die Lichtquellen, z. B. die Lampen, von der Spinne gesehen, ob als deutlich begrenzte oder etwas verschwommene oder ganz diffuse helle Flächen — diese Frage können wir nicht beantworten.

2. Daß die Spinne die Grenzen größerer Flächen auf Entfernungen über das Netz hinaus wahrnimmt und zur Orientierung verwertet, zeigen die Versuche mit dem weißen Schirm. Denn wenn die Spinne den Schlupfwinkel *an der einen Seite* des Schirmes sucht und schon aus etwa 20 cm Entfernung ihren Suchgang auf diese Seite hin orientiert, so kann das nur auf einer Wahrnehmung des Schirm*randes* selbst beruhen. Wie scharf er gesehen wird, läßt sich nicht entscheiden.

3. Es sind uns in unseren Versuchen mehrere Fälle begegnet, in denen die desorientierte Spinne auf 1—2 cm Entfernung am Schlupfwinkeleingang, den sie auf Grund ihrer optischen Orientierung suchte, vorbeilief, ohne ihn zu finden. Dieser Eingang ist für unser Auge als Öffnung gut sichtbar und ist auch meistens durch Beutereste markiert. Die Spinne aber sieht ihn offenbar nicht.

Außerdem werden weiter unten (S. 577f.) Versuche beschrieben, in denen die Spinne eine tote Beute auf dem Netz zurückläßt und später vom Schlupfwinkel aus wieder aufsucht. Dabei benützt sie zur Orientierung *auf der Netzfläche* nachweislich ihren optischen Sinn. Trotzdem aber läuft sie häufig in weniger als 1 cm Entfernung an der gesuchten Beute vorbei, ohne sie zu finden. Beide Beobachtungen zeigen, daß die Spinne kleine Gegenstände auch auf ganz nahe Entfernung nicht sieht.

4. Die optische Orientierung der Spinne im Freien.

Die Netze der *Agelena* werden mit Vorliebe an oder auf Hecken, im hohen Grase auf Wiesen usw. angebracht. Sie finden sich in der Regel an mehr oder weniger freien Plätzen. Als direkte Lichtquellen stehen der Spinne hier die Sonne und der Mond zur Verfügung. Da sich diese Lichtquellen im Gesichtsfeld der Spinne langsam verschieben, müßte diese, falls sie sie zur Orientierung benützt, die Verschiebung ständig korrigieren. Es erscheint dies, nachdem festgestellt werden konnte, daß die Spinne sich ziemlich schnell auf eine neue optische Situation umstellen kann, möglich. Daß das Mondlicht in Betracht kommt, zeigen die Versuche mit abgeschwächtem Licht; die dabei verwendete Lichtwirkung war bedeutend weniger hell als Vollmondlicht ist. Als $\pm$ verschwommen wahrgenommene Flächen kommen z. B. Bäume und entfernte Sträucher in Betracht. Nähere und schärfer gesehene Gegenstände (den Schirmen in den Schirmversuchen vergleichbar) könnten z. B. Grasbüschel und beblätterte Zweige sein. Endlich könnten die Lichtreflexe des Netzes selbst für die optische Orientierung der Spinne von Bedeutung sein.

II. Experimente über Orientierung nach anderen als optischen Merkmalen.

Das Verhalten der geblendeten Spinnen in der Versuchsreihe C bewies schon, daß die Spinne auch noch andere als optische Merkzeichen

zur Orientierung benützt. Das gleiche geht auch aus dem Verhalten der Spinne in einem allseitig gleichwandigen Raum mit Deckenbeleuchtung hervor (S. 537f.) und den dritten Beweis lieferte die Tatsache, daß Tiere mit funktionstüchtigen Augen bei mehrfach wiederholter Veränderung der Beleuchtung nicht mehr auf eine solche Verschiebung reagierten und trotzdem den Schlupfwinkel ohne Irrwege zu finden imstande waren.

Für diese Fälle, in denen das Licht als wegweisender Faktor keine Rolle spielt, kommen folgende Orientierungsmöglichkeiten in Frage:

a) Orientierung nach den Neigungsverschiedenheiten des Netzes mit Hilfe des Schweresinnes (Barästhesie nach Brun 1914, S. 197);

b) Orientierung mit Hilfe des „Winkelsinnes": das Tier würde aktiv ausgeführte Körperdrehungen auf Grund der dabei geleisteten Muskelarbeit und Bewegungsfolgen nach ihrem Winkelgrade ziemlich genau abschätzen können und zur Orientierung mit verwerten (Kinästhesie im engeren Sinne nach Brun 1914, S. 51);

Zur Untersuchung dieser Orientierungsmöglichkeiten wurden einige Versuche angestellt, die im folgenden besprochen werden sollen.

1. Orientierung nach der Schwerkraft auf Grund „barästhetischer" Reize.

Die Netze von *Agelena* zeigen durchwegs eine gewisse Neigung, und zwar immer derart, daß das Fanggewebe von allen Seiten her gegen den Schlupfwinkel zu abfällt. Eine Ausnahme von dieser Regel beobachtete ich nur in einem einzigen Falle. Es handelte sich dabei um ein von einem Versuchstier im Versuchsraum gesponnenes Netz, bei dem das Fanggewebe, im Gegensatz zu allen übrigen von mir beobachteten Fällen, gegen den Schlupfwinkel zu *anstieg*.

Der Grad der Neigung variiert sehr und ist abhängig von der Art und Weise wie das Netz in seiner Umgebung eingebaut ist. Die am stärksten geneigten Netze, welche ich sah, waren solche, die im hohen Grase auf Wiesen angelegt worden waren. Eine Anzahl Netze, die sich auf der flachen Oberseite einer Hecke befanden, zeigten ein viel geringeres Gefälle, während die von meinen Versuchstieren in der Gefangenschaft gesponnenen Netze am meisten der horizontalen Ebene sich näherten. Die Lage der Netze war hier wohl in hohem Grade von dem horizontalen Kartonrahmen, an den sie angesponnen wurden, beeinflußt worden.

Durch den geschilderten Bauplan des Netzes ist die Möglichkeit einer Orientierung nach der Schwerkraft gegeben: die Spinne braucht nur, gleichgültig wo sie sich auf dem Fanggewebe befindet, nach der am tiefsten gelegenen Stelle des Netzes zu laufen um damit ganz von selbst zur Wohnröhre zu gelangen.

Experimente.

Methodik. Um zu untersuchen, welche Bedeutung das Gefälle des Netzes für die Orientierung unserer Spinne besitzt, war es nötig, dieses

auf experimentellem Wege zu ändern und dann die Reaktion der Spinne auf die veränderte Situation zu beobachten. Es wurde dies erreicht, indem der Kasten durch Unterschieben einer Stütze an einer bestimmten Stelle so gekippt wurde, daß sich dadurch die Neigungsverhältnisse des Netzes in der gewünschten Weise änderten. Bei ganz flachen Netzen, bei denen also die Möglichkeit einer Orientierung nach Neigungsunterschieden nicht von vorn herein gegeben war, konnten solche künstlich hergestellt werden, indem der Kasten in eine bestimmte gekippte Lage gebracht und dann für längere Zeit in dieser Lage stehen gelassen wurde. Durch Verschiebung der dazu verwendeten Stütze, oder auch durch Drehung des Kastens in der schiefen Ebene, konnte dann die Neigung nach Belieben geändert werden.

Es wurden folgende zwei Kategorien von Kippversuchen vorgenommen:

a) Versuche mit Kippung in der Richtung des Nachhauseweges der Spinne.

b) Versuche mit Kippung quer zum Wege der Spinne.

Im ersten Fall muß das Tier also einen Abhang *direkt hinauf- oder hinablaufen,* im zweiten aber einen Abhang *traversieren* um den Schlupfwinkel zu erreichen.

Die künstlich herbeigeführte Neigung betrug in allen diesen Versuchen etwa 20^0. Sie übersteigt damit nicht das im Freien vorkommende stärkste Gefälle.

Die Versuche bestanden nun darin, daß die Spinne jeweils unmittelbar nach einer solchen Änderung des Gefälles[1] an irgendeine Stelle des Netzes gelockt, dort gefüttert und dann ihr Rückweg zum Schlupfwinkel beobachtet wurde.

Die Versuche wurden zunächst unter Ausschluß einer optischen Orientierungsmöglichkeit vorgenommen. In einer zweiten Serie wurden beide Orientierungsmöglichkeiten kombiniert. Die Resultate der unter Ausschaltung von optischen Wegweisern durchgeführten Versuche interessieren uns hier in erster Linie. Sie sollen daher zuerst besprochen werden.

---

[1] Reiner wäre die Versuchsanordnung gewesen, wenn die Spinne *vor* der Kippung des Kastens herausgelockt worden wäre. Denn wenn der Kasten *vor* dem Herauslaufen der Spinne gekippt wird, kann das Tier *auf dem Hinweg* zum Fangort ein orientierendes Engramm des geänderten Gefälles bilden und dieses dann zum Wiederfinden des Schlupfwinkels benützen.

Ein solcher Orientierungsmodus ist nicht sehr wahrscheinlich, da wir in den vorigen Abschnitten gesehen haben, daß die Spinne sich *optisch* auf Grund von „Dauerengrammen" orientiert und nicht bei jedem Auslauf ein neues Engramm bildet.

A. Kippversuche unter Ausschluß optischer Orientierung.

Bei diesen Versuchen kamen nur geblendete (d. h. mit einer Lackkappe versehene) Spinnen zur Verwendung. Das Fehlen einer optischen Orientierung wird in allen Fällen dadurch bewiesen, daß die Spinnen bei Drehversuchen mit Seitenlicht nicht in die Irre gehen. Vor der Blendung reagierten die Tiere gut auf Änderungen der optischen Umgebung.

a) Versuche mit Kippung in der Richtung des Rückweges zum Schlupfwinkel.

Beispiel 1. Sp. Nr. XXXI. 27. IX. 1928. Abb. 24.

Die Spinne war am 26. IX. geblendet und dann wieder ins Netz gesetzt worden. Das Netz fällt ziemlich stark (etwa 15°) gegen den Schlupfwinkel hin ab.

Kontrollversuch ohne Kippung des Kastens.

11.30 Uhr. Die Spinne sitzt in Lauerstellung im Schlupfwinkel. Es wird eine kleine Fliege bei *F* (Abb. 24) ins Netz geworfen — die Spinne packt die Beute und trägt sie geraden Weges zum Schlupfwinkel.

Kippversuch.

11.53 Uhr wird der Kasten so gekippt, daß die Netzfläche jetzt um etwa 20° gegen den Schlupfwinkel hin *ansteigt*, dann wird eine kleine Fliege bei *F* (Abb. 24) ins Netz geworfen — die Spinne läuft mit der Beute zunächst eine Strecke weit richtig gegen den Schlupfwinkel zu, dreht sich dann im Kreis herum und erreicht die Wohnröhre nachdem sie eine ziemlich große Schleife gemacht hat (Abb. 24).

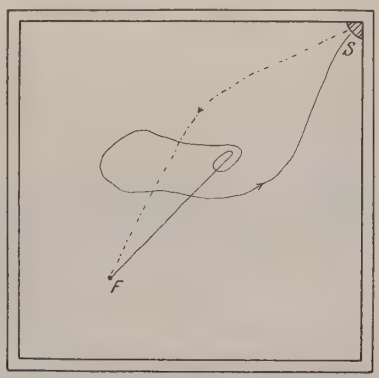


Abb. 24. Desorientierung einer *Agelena* infolge Kippung des Kastens in der Richtung des Nachhauseweges *F—S*. In der Normallage fällt das Netz um etwa 15° gegen den Schlupfwinkel zu ab, nach der Kippung steigt es um etwa 20° gegen den Schlupfwinkel zu an. Kippung unmittelbar vor Fütterung bei *F*.

Beispiel 2. Gleiche Spinne, gleicher Tag.

14.01 Uhr wird ein Kontrollversuch vorgenommen mit gleichem Erfolg wie 11.30 Uhr (siehe oben).

Kippversuch.

14.41 Uhr wird der Kasten wieder wie 11.53 Uhr gekippt und dann eine kleine Fliege bei *F* ins Netz geworfen — die Spinne trägt sie diesmal geraden Weges zum Schlupfwinkel.

Gesamtresultat. Sechs Versuche an zwei verschiedenen Spinnen. Von diesen Versuchen verliefen fünf negativ, d. h. die Spinne wurde durch die Änderung des Gefälles nicht desorientiert. Nur in einem Falle (Beispiel 1) geht sie in die Irre, die Desorientierung wird aber nach wenigen Schleifen korrigiert.

b) Traversierversuche.

Durch das Kippen wird das Gefälle in der Richtung des Hin- und Herweges (Abb. 25, *BD*) nicht geändert, wohl aber quer zur Wegrichtung (*AC*).

Beispiel 1. Sp. Nr. XXXI. 10. X. 1928. Abb. 25a und b.

Kontrollversuch ohne Änderung des Netzgefälles. Das Netz fällt in der Normallage um etwa 15° gegen den Schlupfwinkel hin ab.

12.32 Uhr wird eine kleine Fliege bei *F* (Abb. 25a) ins Netz geworfen — die Spinne packt sie und trägt sie geraden Weges zum Schlupfwinkel.

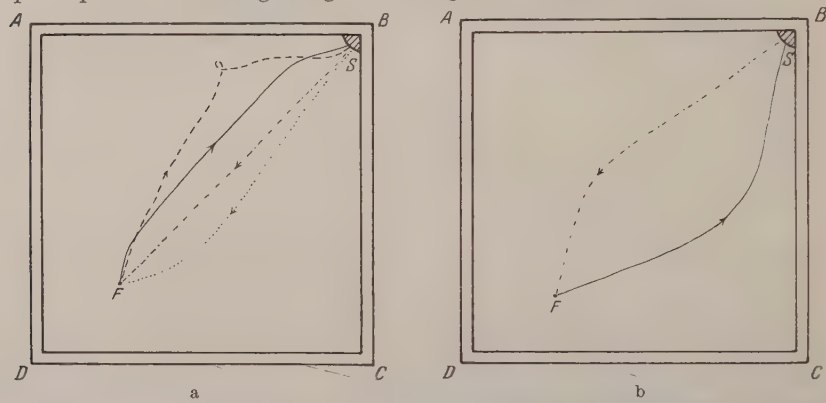


Abb. 25a und b. Abweichung vom geraden Weg infolge Kippung des Kastens quer zum Nachhauseweg. Abb. 25a. Zwei Versuche mit Kippung des Netzes nach *A*. Abb. 25b. Kippung nach *C*. Die Spinne weicht jedesmal nach der Kipprichtung vom geraden Weg ab. Kippung unmittelbar vor Fütterung (bei *F*).

Drei Kippversuche.

12.43 Uhr wird der Kasten durch Unterschieben einer Stütze so gekippt, daß das Netz nach der mit *A* bezeichneten Ecke um etwa 20° abfällt, dann wird eine kleine Fliege bei *F* ins Netz geworfen — die Spinne kommt längs —·—· und trägt die Beute in einem Bogen, wie in der Abb. 25a mit —— angegeben ist, zur Wohnröhre. (Gleich nach dem Versuch wird die Stütze entfernt.)

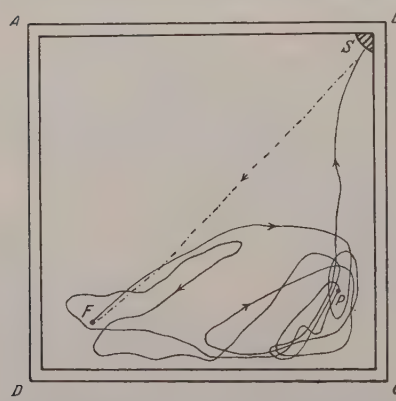


Abb. 26. Irrgänge einer *Agelena* infolge Kippung des Netzes nach *C*, quer zur Wegrichtung. Die Spinne sucht den Schlupfwinkel an der infolge der Kippung am tiefsten liegenden Stelle des Netzes. Sie saugt die Beute schließlich bei *P* aus. Kippung unmittelbar vor Fütterung bei *F*.

15.12 Uhr wird der Versuch von 12.43 Uhr wiederholt — das Resultat ist dasselbe (Abb. 25a: . . . = Hinweg, - - - = Rückweg), die Abweichung nach der Gefälleseite ist doppelt so groß wie im Versuch von 12.43 Uhr.

16.01 Uhr wird der Kasten abermals gekippt, aber jetzt im umgekehrten Sinne (*Gefälle nach C*); dann wird wieder eine kleine Fliege bei *F* (Abb. 25b) ins Netz geworfen — *jetzt weicht die Spinne auf dem Rückwege nach der anderen Seite ab* (Abb. 25 b).

Beispiel 2. Sp. Nr. XXXI. 4. X. 1928. Abb. 26.

Die Normallage des Netzes ist dieselbe wie in Beispiel 1. Seine Fläche hat 15° Gefälle nach dem Schlupfwinkel hin. (Kein Kontrollversuch.)

11.53 Uhr wird der Kasten so gekippt, daß das Netz um ungefähr 20° nach

der Ecke *C* hin abfällt und dann eine kleine Fliege ins Netz geworfen — die Spinne kommt geraden Weges (längs — · — · —) und läuft mit der Fliege in vielen Irrgängen, wie in der Abb. 26 angegeben ist, zum Punkt *P*, wo sie die Fliege aussaugt; dann läuft sie suchend weiter, bis sie 12.21 Uhr den Schlupfwinkel erreicht.

Gesamtresultat. 24 Versuche. Davon verliefen 22 positiv, d. h. die Spinne wich infolge der Kippung vom geraden Wege ab. In 19 Fällen handelte es sich nur um eine schwache Abweichung (vgl. Beipiel 1, Abb. 25), in den übrigen drei Fällen um eine wirkliche Desorientierung (Beispiel 2, Abb. 26).

Daß das Tier infolge der Neigungsänderung den Schlupfwinkel überhaupt nicht wiederfand, konnte in keinem einzigen Falle beobachtet werden (vgl. dazu die Versuche über optische Orientierung, S. 535, 547, 551, 556).

B. Kippversuche bei Vorhandensein einer optischen Orientierungsmöglichkeit.

Bei diesen Versuchen konnte der Kasten nicht nur gekippt, sondern auch die seitliche Beleuchtung durch Drehung des Kastens um einen bestimmten Winkel geändert werden. Es handelte sich bei diesen Versuchen um Versuchstiere mit funktionsfähigen Augen. Die Spinnen konnten sich also sowohl nach der Beleuchtung wie nach dem Gefälle orientieren. Hatte das Netz ursprünglich kein Gefälle, so wurde zunächst künstlich durch Unterschieben eines Keiles ein Gefälle von etwa 20° hergestellt und das Tier an diese Neigung mindestens einen Tag lang gewöhnt.

Die Resultate dieser Versuche im ganzen sind folgende:

Wurde der Kasten gekippt, die Beleuchtung aber unverändert gelassen, so blieb der Rückweg der Spinne gerade. Wurde die Beleuchtung um 180° gewechselt, das Gefälle aber nicht verändert, so lief die Spinne falsch (wie bei den früher besprochenen optischen Versuchen), gleichgültig ob sie jetzt *hinauf*, ursprünglich aber *hinab* laufen mußte, um den Schlupfwinkel zu erreichen.

Über das *Gesamtergebnis* aller der oben besprochenen Kippversuche läßt sich folgendes sagen:

Die Experimente an den geblendeten Spinnen zeigen, daß *Agelena* Neigungsunterschiede des Netzes wahrnehmen kann und daß das Netzgefälle bei Ausschaltung der optischen Orientierung als wegweisender Faktor für die Spinne eine Rolle spielt.

Aus dem Verhalten der Spinnen mit funktionstüchtigen Augen in gekippten Netzen geht hervor, daß die optische Orientierung gegenüber der Orientierung nach der Schwerkraft dominiert. Damit ist natürlich nicht gesagt, daß die Neigungsverhältnisse des Netzes für diese Tiere neben den optischen Wegweisern nicht auch eine orientierende Bedeutung haben. Es ist dies sogar, namentlich bei stark geneigten Netzen, wahrscheinlich.

Mit diesem Ergebnis sind eine Anzahl Versuche gut in Übereinstimmung, die Brun (1914, S. 208) an Ameisen durchführte. Auch diese reagierten nämlich nur ganz schwach bzw. überhaupt nicht auf veränderte Neigungsverhältnisse, solange das Licht als orientierender Faktor blieb.

Es hat sich bei den Versuchen an den geblendeten Spinnen gezeigt, daß die Gefälleveränderung *in der Wegrichtung* und *quer zu ihr* eine deutlich verschiedene Reaktion zur Folge hat. Dies dürfte seine Erklärung in folgender Überlegung finden.

Durchläuft die Spinne einen Abhang in der Richtung des Gefälles, so ist die Wirkung der veränderten Schwere-Reize auf die rechte und linke Körperhälfte gleich. Sie können also nicht gut eine Wegänderung nach rechts oder links hervorrufen. Beim Traversieren eines Abhangs liegen diese Dinge anders. In diesem Falle wirken ungleiche Schwerereize auf die beiden Körperhälften, was eben zur Abweichung vom geraden Wege führt. Die genauere Analyse dieser Faktoren ist vorerst nicht möglich. Sie können rein bewegungsmechanischer Art sein (Abweichung infolge „Abwärtstretens" in der Gefällerichtung) und den eigentlichen Orientierungsmechanismus nicht berühren, sie können aber auch den Orientierungsmechanismus selbst beeinflussen. Es ist dies der Fall in S. 570 bis 571 beschriebenen Versuch (im ganzen drei Versuche dieser Art).

Es ist von Interesse, daß auch gegenüber den Gefällereizen die optische Orientierung und auch die Orientierung nach Erschütterungsreizen (beim Aufsuchen der zappelnden Beute über den Abhang hinweg) dominiert. Dies geht daraus hervor, daß diese beiden Orientierungsmittel die traversierende Spinne in gerader Bahn halten.

2. „Winkelsinn" und Tastsinn.

Der S. 569 beschriebene Versuch, bei dem eine blinde Spinne trotz Änderung der Neigungsverhältnisse des Netzes den Schlupfwinkel wiederfindet, beweist, daß der Orientierungsmechanismus der *Agelena* mit optischen und „barästhetischen" Perzeptionen nicht erschöpft ist. Zu demselben Schluß zwingen auch die im folgenden zu besprechenden Versuche an einem Tier mit funktionstüchtigen Augen, bei denen die Möglichkeit einer Orientierung an Lichteindrücken oder nach Gefälleunterschieden ausgeschaltet war. Auch unter diesen Umständen fand die Spinne nämlich den geraden Rückweg zum Schlupfwinkel mit fast unfehlbarer Sicherheit.

Die Versuchsanordnung war folgende: Die Experimente wurden im gleichwandigen Raum mit Deckenbeleuchtung vorgenommen. Aus der Umgebung außerhalb des Netzes und des Glasbehälters, in dem das Netz gesponnen war, konnte sich also die Spinne keine wegweisenden optischen Merkzeichen verschaffen. Außerdem war das Netz horizontal.

Gefälleunterschiede konnten nicht wegleitend sein. Nun war zunächst noch die Möglichkeit zu berücksichtigen, daß die Spinne sich in einem solchen Falle vielleicht nach *bestimmten optischen Merkmalen des Netzes selbst oder des Netzbehälters* richtete. Diesem Einwand wurde wie folgt begegnet. Das Versuchstier war zu diesen Experimenten in ein zylindrisches Glasgefäß von 29,5 cm Durchmesser und 15 cm Höhe gesetzt worden, dessen Innenseite mit mattem weißen Papier allseitig gleich ausgekleidet worden war. Etwa 1,5 cm unterhalb des oberen Randes wurde ein etwa 1,5 cm breiter horizontaler Ring aus weißem Papier angebracht. Auf ihm baute die Spinne ihre Wohnröhre, während sie das Netz an den freien Rand des Ringes befestigte.

Bei dieser Anordnung war der Netzrand überall gleich und konnte der Spinne keine optischen Anhaltspunkte mehr bieten. Da die Schlupfwinkelröhre jedoch durch in ihr liegen gebliebene Reste von Beutetieren bald deutlich von der Umgebung abstach, mußte der Möglichkeit begegnet werden, daß die Spinne die dunklere Wohnröhre selbst als Wegweiser benützte. Wahrscheinlich ist dies nicht. Denn die den Schlupfwinkel suchenden, durch Änderung der Beleuchtungsverhältnisse desorientierten Spinnen laufen oft sehr nahe an der Wohnröhre vorbei ohne sie zu finden. Um jedoch den Einwand vollends auszuschließen, stellte ich künstliche Schlupfwinkelröhren her, indem ich eine Anzahl tote Fliegen in einem lockeren Wattegeflecht von der ungefähren Größe und Form der wirklichen Wohnröhre unterbrachte und diese Watteflocken an verschiedenen Stellen auf dem Papierring anbrachte. Für das menschliche Auge zeigten sie eine täuschende Ähnlichkeit mit der wirklichen Wohnröhre. *Trotzdem lief die Spinne, wenn sie aufs Netz herausgelockt worden war, immer zu der richtigen Röhre zurück.* Damit war bewiesen, daß das Tier sich auch nicht nach optischen Merkmalen *des Schlupfwinkels* richtete.

Wonach richtet die Spinne sich nun in den hier erwähnten Fällen?

„*Winkelsinn*“ (Kinästhesie im engeren Sinne).

Betrachten wir in diesem Zusammenhang die früher beschriebenen Drehversuche, die infolge Änderung der Beleuchtung eine Desorientierung der Spinne zur Folge hatten. Es konnte dort fast ausnahmslos festgestellt werden, daß die Spinne zunächst eine Strecke weit richtig nach dem Schlupfwinkel zurückläuft, *um dann erst in die Irre zu gehen*! Am eindruckvollsten waren eine Anzahl Fälle, in denen die Spinne erst *am Eingang der Wohnröhre* die richtige Orientierung verlor. Als Beispiele mögen die Abb. 14a und b und 15a dienen.

Mit anderen Worten heißt das: die Spinne kümmert sich zunächst nicht um die geänderten Lichtverhältnisse, sondern *dreht sich am Fangplatz um 180° um und läuft dann in gerader Richtung los.* Damit

kommt sie, zumal die Strecke bis zum Schlupfwinkel nur kurz ist, automatisch in die Schlupfwinkelecke zurück.

Es liegt nahe, hier an Orientierung nach kinästhetischen Eindrücken zu denken: das Tier benützt bestimmte Bewegungsfolgen, die es mit Hilfe des Muskelsinnes wahr nimmt, zum Finden des Rückweges zum Schlupfwinkel.

Der positive Beweis dafür, daß es sich wirklich um Kinästhesie handelt, konnte allerdings nicht erbracht werden. Immerhin lief die Spinne in Versuchen, bei denen die orientierende Rechtsumkehrtbewegung (durch sukzessives Locken nach verschiedenen Netzstellen) ausgeschaltet war *langsamer* zum Schlupfwinkel zurück als unter normalen Verhältnissen. Dieses unterschiedliche Verhalten der Spinne in den beiden Fällen könnte eben darauf beruhen, daß im Normalfall die Kinästhesie eine wesentliche orientierende Rolle spielt. Dies scheint mir auf Grund meiner Beobachtungen jedenfalls sehr wahrscheinlich.

Es gibt freilich noch einen anderen Faktor, der die Rechtsumkehrtbewegung erklären könnte. Die Spinne zieht bei jedem Auslauf einen Faden hinter sich her. Ihr Abdomen bleibt durch diesen Faden mit dem Schlupfwinkel verbunden. Wenn sie sich am Fangplatz auf das Fadenende umdreht, so stellt sie sich damit in die Richtung des Heimweges ein. Dies ist, da Tasteindrücke mit beteiligt sind, etwas anderes als reine Kinästhesie.

Tastsinn.

Es wurde eine Anzahl von Versuchen vorgenommen, in denen die Möglichkeit einer Orientierung nach optischen Merkzeichen, nach dem Gefälle oder mit Hilfe des Muskelsinnes ausgeschaltet war. Zu diesen Experimenten wurde die oben erwähnte Spinne verwendet, die ihr Netz in einem runden Glasgefäß gesponnen hatte. Die Versuchsanordnung war die gleiche wie bei den bereits geschilderten Experimenten (vgl. oben, S. 572) und somit war für die Spinne die Möglichkeit sich optisch oder nach der Schwerkraft zu orientieren nicht vorhanden. Ferner: die Spinne wurde nun nicht nur einfach an irgendeiner bestimmten Stelle gefüttert, von wo aus sie durch die Rechtsumkehrtbewegung den Rückweg hätte finden können, sondern ich lockte sie sukzessive zu verschiedenen Punkten des Netzes in einem oder in mehreren Kreisen herum. Es ist nicht wahrscheinlich, daß sich die Spinne nach solchen Kreisgängen noch mit Hilfe kinästhetischer Eindrücke orientieren kann. Trotzdem fand die Spinne den Schlupfwinkel *von der letzten Lockstelle aus auf geradem Wege* wieder. Auffallend ist dabei allerdings, daß die Spinne in diesen Fällen, wo die oben erörterte Orientierung mittels des Muskelsinnes wegfällt, *langsamer* zum Schlupfwinkel zurücklief als dann, wenn Hin- und Rückweg in der gleichen Bahn verlaufen. Wir haben schon darauf hingewiesen, daß dies dafür spricht, daß die Spinne sich in letzterem Falle nach kinästhetischen Reizen orientiert.

Wenn eine unter Ausschaltung der optischen und „barästhetischen" Orientierung im Kreis herumgelockte Spinne den Schlupfwinkel geraden Weges wiederfindet, so kann als Orientierungssinn wohl nur noch der Tastsinn in Betracht kommen[1].

Daß ertastbare Einzelheiten für die Orientierung der Spinne eine Rolle spielen, ist für ein Tier mit so feinem Tastsinn an und für sich wahrscheinlich. In der Tat bietet die Netzstruktur in den verschiedenen Netzregionen regelmäßige Besonderheiten, die der Spinne als Merkzeichen dienen könnten. Wir haben erwähnt, daß das Tier bei jedem Auslauf vom Schlupfwinkel ins Netz einen „Leitfaden" hinter sich herzieht. Alle diese Fäden laufen, wie dies schon in ähnlicher Weise von Fabre (S. 108) für die Hausspinne *Tegenaria domestica* beschrieben worden ist, wie konzentrische Geleise in den Schlupfwinkel zusammen und sind in dem ihm benachbarten Sektor für unser Auge deutlich sichtbar.

Wenn wir annehmen dürften, was mir fraglich erscheint, daß die Spinne die Richtung dieser konzentrisch verlaufenden Fäden wahrnimmt[2], so wäre ihr damit ein auf den Schlupfwinkel konzentrierter Orientierungsmechanismus gegeben. Denn sie würde immer, von welchem Punkt des Netzes sie auch käme, solche zum Schlupfwinkel zurückleitende Fäden zur Verfügung haben. (Naturgemäß besteht diese Möglichkeit des Zurückfindens zum Schlupfwinkel „an Hand" eines Leitfadens auch für die direkte Rückkehr vom Fangplatz.)

Bei Vorhandensein einer normalen optischen Orientierung scheint der Tastsinn, wenigstens im Netzfeld selbst, keine große Rolle zu spielen. Der S. 545 beschriebene Versuch, bei dem die Spinne an einem einzelnen Spannfaden zu der Lichtquelle hinüberklettert, dann auch der S. 582 zu besprechende Drehversuch sind Beispiele, die gegen eine Tastorientierung sprechen.

Weitere Versuche sind nötig um die Bedeutung des Winkelsinnes und des Tastsinnes für die Orientierung im Netz vollends zu klären.

Der Orientierungsmechanismus der Spinne im Freien.

Versuchen wir auf Grund obiger Analyse uns ein Bild darüber zu machen, wie sich die im Freien lebende *Agelena* beim Nachhauseweg im

[1] Eine Beteiligung des Geruchssinnes an der Orientierung im Netz muß nach den bisher gemachten Beobachtungen als sehr unwahrscheinlich betrachtet werden.

[2] Daß die Spinne Tasteindrücke von fadenartigen Gebilden verwerten kann, zeigen Versuche mit Fliegen, die an einem menschlichen Haar angebunden und ins Netz gesetzt worden waren (Methodik im Kapitel über Ortsgedächtnis, S. 578). Geschah es beim Wiederaufsuchen einer solchen Fliege nämlich, daß die Spinne nicht sogleich auf die Fliege selbst, sondern zuerst auf das Haar stieß, so wendete sie diesem sofort ein lebhaftes Interesse zu und suchte nun dem Haar entlang und in seiner Umgebung. Es macht dies wahrscheinlich, daß die Spinne das Haar tastlich wiedererkannt und diesen Tasteindruck mit dem Fangort zu einer orientierenden Assoziation verknüpft hatte.

Netz orientiert, so müssen wir bei unserer Betrachtung wohl unterscheiden zwischen Orientierung *bei Tag* und Orientierung *bei Nacht*.

Orientierung bei Tag.

Bei kleineren Beuteobjekten, wie ich sie meistens brauchte (kleine Haarmücken), verläuft die Orientierung wie folgt: Bei der Rückkehr vom Fangort, die meistens in der gleichen Bahn wie der Hinweg verläuft, spielen zuerst kinästhetische Reize die Hauptrolle. Die Spinne dreht ihren Körper am Fangplatz um 180° um und läuft dann in der durch die Drehung gegebene Richtung vorwärts. Diese Handlung geschieht sozusagen automatisch offenbar nur mit Hilfe des Muskelsinnes (eventuell mittels des Leitfadens), unabhängig von irgendwelchen sonstigen wegweisenden Sinneseindrücken. Gleichsam zur Kontrolle bei der Innehaltung der durch die kinästhetischen Reize angezeigten Richtung benützt die Spinne im zweiten Teil des Heimwegs die Einfallsrichtung des Sonnenlichtes und wohl auch andere optische Merkmale der Netzumgebung. Grasbüschel, beblätterte Zweige usw. dürften solche Merkzeichen für die Spinne darstellen. Vielleicht können als richtungsangebende optische Faktoren schließlich auch die Lichtreflexe des Netzes selbst in Frage kommen.

Als akzessorisches Hilfsmittel bei dieser Orientierung dienen wahrscheinlich Neigungsunterschiede des Netzes und möglicherweise auch Tastreize. Letztere spielen aber für die Orientierung bei Tag höchstens eine sehr bescheidene Rolle.

Hält sich die Spinne am Fangort längere Zeit auf, wie es beim Überwältigen größerer Beutestücke oft der Fall ist, oder sucht sie auf dem Netz längere Zeit umher, so wird ihr die einzuschlagende Heimkehrrichtung wahrscheinlich vor allem durch die oben genannten optischen Merkmale angezeigt, deren relative Lage zum Schlupfwinkel sie nach dem Gesagten für jeden Netzbereich kennen muß. Die Kinästhesie kommt in diesen Fällen als orientierender Faktor nicht mehr in Frage.

Orientierung bei Nacht.

Bei praktisch vollkommener Dunkelheit genügen kinästhetische Reize (Winkelsinn und Schweresinn) zusammen mit dem (noch wenig untersuchten) Tastsinn zur sicheren Orientierung.

Zweiter Teil: Ortsgedächtnis bei Tegenaria domestica (Cl.) und Agelena labyrinthica (Cl).

A. Ortsgedächtnis beim Wiederfinden des Schlupfwinkels.

Die in den vorigen Abschnitten geschilderten Versuche haben gezeigt, daß die Spinne den Heimweg zum Schlupfwinkel z. T. mit Hilfe von bestimmten Wegweisern findet, die sie mit der Lage des Schlupfwinkels

assoziiert hat. Ihr Heimkehrvermögen beruht also mit auf einer Orientierung nach bestimmten Ortsengrammen, auf der Leistung eines echten *Ortsgedächtnisses*. Nur bei der Rechtsumkehrtbewegung arbeitet die Spinne ohne Gedächtnis.

Wir sahen daß dieses Ortsgedächtnis nicht darauf beruht, daß bei jedem Beutezug neue Engramme gebildet werden, sondern daß die Spinne das Netz und seine Umgebung auf Grund von „Dauerengrammen" kennt, die bei unveränderten äußeren Verhältnissen, längere Zeit gültig sind.

Die Frage, wann diese Engramme zustande kommen, wurde nicht geprüft. Wahrscheinlich entwickeln sie sich während des Netzbaues und bei Erkundungsgängen vom Schlupfwinkel aus. Vielleicht auch prägt sich die Spinne optische Merkmale des Netzes und seiner Umgebung vom Lauerplatz aus (ohne Erkundungsgänge) ein.

Eine Reaktion, die sehr wahrscheinlich als eine Erkundung der Umgebung gedeutet werden muß, beobachtete ich in einem Fall, in dem der Kasten (während die Spinne im Schlupfwinkel saß) um 180° gedreht und dann in seiner neuen Lage stehen gelassen wurde. Die Spinne kam nun bald hervor und lief langsam, immer wieder kurz innehaltend (ähnlich wie beim Suchen nach dem Schlupfwinkel oder nach einer liegen gelassenen Beute) übers Netz und zurück zum Schlupfwinkel. (Diese Beobachtung wurde nur nebenbei gemacht, spezielle Experimente zur Untersuchung dieses Komplexes sind nicht durchgeführt worden.)

B. Ortsgedächtnis beim Wiederfinden einer im Netz liegengelassenen Beute.

Baltzer (1923, S. 174f.) hat festgestellt, daß Kreuzspinnen eine ihnen in der Warte weggenommene Beute suchen, und zwar nicht nur in der Warte, sondern auch im Schlupfwinkel und am Fangplatz. Dieses Suchen am Fangplatz trat nicht regelmäßig auf, nämlich nur in drei von sechs Versuchen und außerdem war dieses Suchen im Vergleich zu dem Suchen im Zentrum und im Schlupfwinkel auch in den positiven Fällen nur sehr schwach. Während die Tiere nämlich das Zentrum bis zu 21mal inspizierten, wurde der Fangplatz nicht mehr wie 2mal abgesucht.

Die Art und Weise, *wie* die Spinne die Fangstelle wiederfindet, wurde von Baltzer nicht näher untersucht. Diese Frage ist neuerdings durch R. Müller bei *Epeira* in Angriff genommen worden. Nach Müller (1928, S. 258) ist es möglich, daß diese Spinnen einen bestimmten Fangort draußen im Netz auf Grund eines spezialisierten topographischen Gedächtnisses finden. Die Frage nach den dabei beteiligten Sinnesfunktionen ist nicht beantwortet.

Baltzers und Müllers Experimente wurden von mir an *Tegenaria* und *Agelena* fortgesetzt und es konnte festgestellt werden, daß diese

Tiere einen *bestimmten Beuteort* draußen im Netz mit großer Sicherheit wiederfinden und daß diese Fähigkeit auf einem echten Ortsgedächtnis beruht. Es konnte ferner gezeigt werden, daß diesem Ortsgedächtnis *in erster Linie eine optische Orientierung* zugrunde liegt, daß aber andererseits auch eine blinde Spinne mit anderen Orientierungsmitteln eine bestimmte Stelle im Netz mit ziemlicher Sicherheit wiederzufinden vermag.

Diese Fähigkeit der Spinne, einen bestimmten Ort draußen im Netz wiederzufinden, stellt eine höhere Leistung dar wie ihr Vermögen, geraden Wegs zum Schlupfwinkel zurückzukehren. Denn beim Schlupfwinkel handelte es sich um ein Zurückfinden mit Hilfe von *Dauerengrammen*, beim Wiederaufsuchen einer liegengelassenen Beute aber um eine Orientierung mit Hilfe von neuen einmaligen Engrammen.

Versuche.

Am 30. VI. 1926 warf ich einer *Tegenaria* eine angebundene Fliege ins Netz und verankerte das Haar, ähnlich wie Baltzer (1923, S. 182) es bei seinen Epeiren gemacht hat, so am Kastenrand, daß die Spinne das Insekt nicht in den Schlupfwinkel tragen konnte. Es war nun folgendes zu beobachten: Nachdem die Spinne einige Zeit lang äußerst energisch gezogen hatte, ließ sie ihre Beute im Stich und lief rasch in ihr Versteck zurück. Bald aber kam sie wieder hervor, lief *gerade* auf die (tote) Fliege zu, packte sie und fing von neuem an zu ziehen. Nach einiger Zeit lief sie dann wieder zum Schlupfwinkel, kam abermals zur Beute zurück usf.

1927 und 1928 wurden weitere Versuche dieser Art an *Agelena* angestellt, im ganzen zehn Experimente mit vier verschiedenen Tieren, immer mit dem gleichen Erfolg. Auch die Agelenen fanden *die von ihnen verlassenen Fliegen mit großer Sicherheit wieder*. Welche Sinneseindrücke dienen der Spinne hierbei als Wegweiser? Es gab nun drei Möglichkeiten:

1. Die Spinne *sieht* die Fliege auf größere Entfernung.

2. Die Fliege verrät die Stelle, wo sie liegt, durch ihr Gewicht, d. h. die Spinne nimmt die durch dieses Gewicht verursachten veränderten Spannungsverhältnisse des Netzes schon auf größere Entfernung war und richtet sich nach ihnen.

3. Die Spinne findet die Fliege nicht direkt auf Grund der veränderten Netzspannung oder indem sie die Beute direkt sieht oder riecht, sondern sie *erinnert* sich auf Grund von indirekten Merkmalen innerhalb oder außerhalb des Netzes an den Ort wo die Fliege sich befindet. Das Wiederfinden der Beute wäre dann eine *Gedächtnisleistung*.

Die im folgenden zu schildernden Versuche zeigen, daß die Spinne vom Gedächtnis zur Beute zurückgeführt wird.

Beispiel 1. Sp. Nr. XIX. 25. VIII. 1927. Abb. 27a—c. (Schon 1928 S. 248 veröffentlicht.)

Es wird eine angebundene Fliege bei *F* ins Netz geworfen und das Haar bei *H* am Kastenrand befestigt;

15.36 Uhr packt die Spinne die Fliege und versucht sie in den Schlupfwinkel zu tragen;

15.44, 15.50 und 15.53 Uhr läuft die Spinne, jedesmal nachdem sie kurz vorher zur Flucht in den Schlupfwinkel veranlaßt worden war, wie in der Abb. 27a angegeben ist, zur Fliege zurück, packt sie und versucht sie fortzutragen;

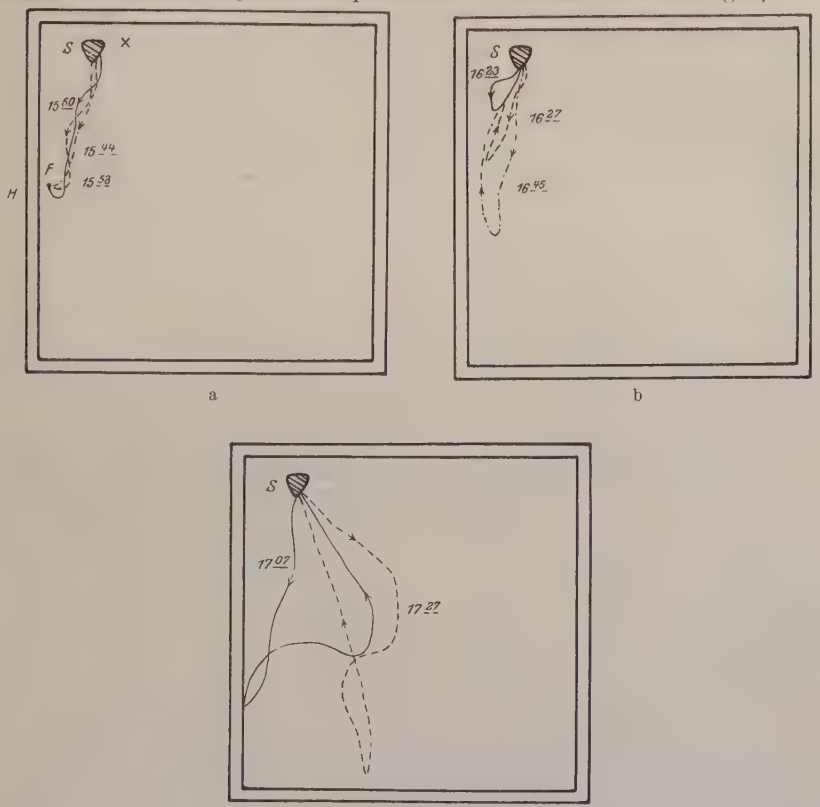


Abb. 27a—c. Rückwege einer *Agelena* zu einer bei *F* im Netz liegengelassenen angebundenen Beute (Abb. 27a) und Suchgänge der Spinne nachdem die Beute aus dem Netz entfernt worden ist (Abb. 27a und b). *H* = Verankerungsstelle des Haares an den Kastenrand.

15.54 Uhr löst sich der Thorax der Fliege, den die Spinne zwischen den Mandibeln hält, vom angebundenen Abdomen los und die Spinne läuft mit ihm zum Schlupfwinkel, wo sie anfängt, ihn auszusaugen. Das noch am Haar hängende Abdomen der Fliege wird jetzt aus dem Netz entfernt;

16.04 Uhr wird beim × (Abb. 27a), dicht neben dem Schlupfwinkel, mit einer lebenden Fliege gelockt. Die Spinne läßt den Thorax fallen und läuft zur Lockstelle. In diesem Augenblick wird der Thorax mit einer Pinzette aus dem Schlupfwinkel entfernt. Die Spinne flüchtet darauf ins Innere des Schlupfwinkels zurück;

16.22 Uhr fängt sie an, die Schlupfwinkelröhre nach dem gestohlenen Beutestück abzusuchen. Im ganzen läuft sie die Röhre dreimal auf und ab;

16.23 Uhr läuft sie ein kleines Stück aufs Netz heraus und zurück zum Schlupfwinkel (Abb. 27b). Dann unternimmt die Spinne, nachdem sie hier alte, vertrocknete Fliegenreste, wie sie meistens im Schlupfwinkel liegen bleiben, betastet hat;

16.27, 16.45, 17.07 und 17.27 Uhr fünf Suchgänge aufs Netz heraus. Nach jeder Rückkehr betastet sie die schon erwähnten Beutereste in der Schlupfwinkelröhre. Die Suchgänge gehen zunächst fast genau nach dem alten Beuteort und werden erst allmählich (17.07 und 17.27 Uhr) erweitert. 17.52 Uhr nimmt die Spinne wieder die gewohnte Abwartestellung am Ausgang der Wohnröhre ein. Die Spinne wird bis 18.00 Uhr unter Beobachtung gehalten. Sie kommt nicht mehr hervor.

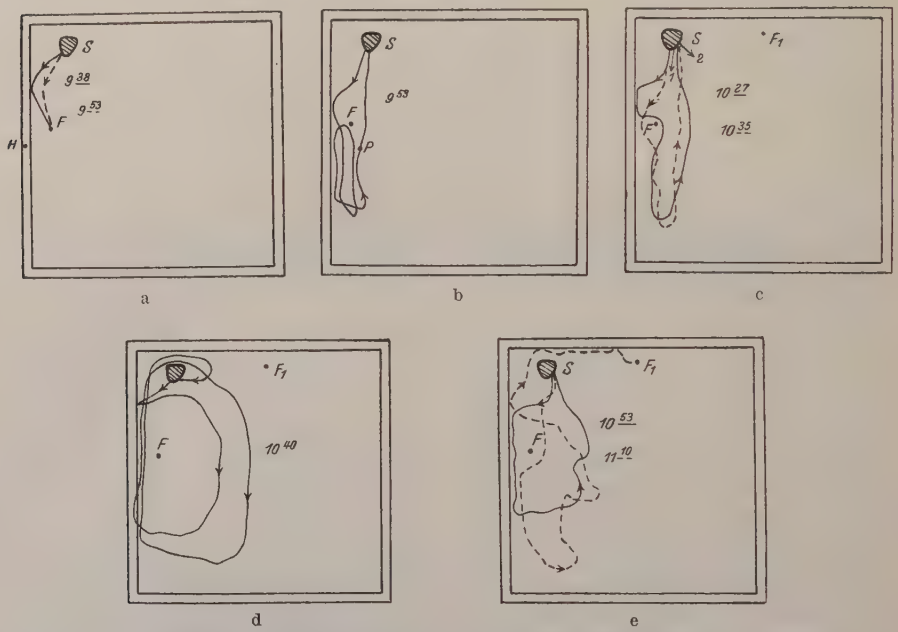


Abb. 28a—e. Rückkehr einer *Agelena* zu einer bei *F* im Netz liegen gelassenen angebundenen Beute (Abb. 28a und b) und Suchgänge nachdem die Beute nach *F* verlegt worden ist (Abb. 28c—e). *H* = Verankerungsstelle des Haares an den Kastenrand.

Beispiel 2. Sp. Nr. XIX. 24. VII. 1927. Abb. 28a—e.

Es wird eine angebundene Fliege bei *F* ins Netz geworfen und das Haar bei *H* am Kastenrand befestigt;

9.30 Uhr wird sie von der Spinne gepackt, die versucht, sie in der Richtung des Schlupfwinkels fortzutragen. Dann versucht sie, als ihr dies nicht gelingt, das Haar durchzubeißen;

9.37 Uhr wird das Haar mit einem Bleistift berührt, was die Spinne zur Flucht in den Schlupfwinkel veranlaßt;

9.38 Uhr läuft die Spinne, wie Abb. 28a zeigt, zur Fliege, packt sie, zieht und versucht wieder, das Haar durchzubeißen;

9.46 Uhr wird das Haar wieder (mit einer Pinzette) berührt und damit die Spinne wieder zur Flucht in den Schlupfwinkel veranlaßt. Sie bleibt im Eingange des Schlupfwinkels sitzen;

9.53 Uhr kommt sie, wie in Abb. 28b angegeben ist, aufs Netz heraus, läuft aber, obwohl sie die Fliege mit den Tarsen der Vorderbeine berührt, an ihr vorbei. Gerade als die Spinne beim Punkt *P* angelangt ist, wird sie gestört. Sie flüchtet nun zum Schlupfwinkel zurück, bleibt einige Sekunden im Eingange des Schlupfwinkels sitzen und läuft dann zur Fliege zurück. Der Weg ist demjenigen von Abb. 30a 9.38 Uhr sehr ähnlich und in dieser Abbildung mit einer gestrichelten Linie eingetragen. Sie packt die Fliege und fängt an, die Beute mit den Kiefern zu bearbeiten;

10.02 Uhr wird das Haar berührt und die Spinne flüchtet wieder ins Innere des Schlupfwinkels.

Jetzt wird das Haar durchschnitten und die Fliege bei F_1 (Abb. 28c) aufs Netz deponiert (*F*-Schlupfwinkel = F_1-Schlupfwinkel = etwa 12 cm).

10.06 Uhr kommt die Spinne langsam hervor, die am Boden der Schlupfwinkelröhre liegenden Fliegenreste betastend[1]. Am Ausgange kehrt sie um und läuft wieder tastend ins Innere des Schlupfwinkels zurück usf. Im ganzen läuft sie die Schlupfwinkelröhre viermal auf und ab; 10.07 Uhr bleibt sie in Abwartestellung am Ausgange der Wohnröhre sitzen;

10.13 Uhr läuft sie etwa 1 cm aufs Netz heraus, in der Richtung, wo die Fliege ursprünglich lag (nicht abgebildet), und gleich zum Schlupfwinkel zurück. Hier bleibt sie in Abwartestellung sitzen; 10.18 Uhr erneute Inspektion des Schlupfwinkelinneren, dann wieder Abwartestellung am Ausgang;

10.27 Uhr macht sie einen Suchgang nahe am *ursprünglichen* Beuteort vorbei (Abb. 28c), dann wieder Abwartestellung im Schlupfwinkelausgang;

10.35, 10.40 und 10.53 Uhr ähnliche Suchgänge wie 10.27 Uhr, aber die beiden letzteren mit weiteren Schleifen (Abb. 28d und e). Die Spinne untersucht jetzt die ganze dem ursprünglichen Beuteort benachbarte Netzhälfte;

11.10 Uhr letzter Suchgang (Abb. 28e); die Spinne stößt zuletzt zufällig bei F_1 auf die Fliege, packt sie und trägt sie in den Schlupfwinkel.

NB. Während die Spinne 10.27—10.35 Uhr im Eingange des Schlupfwinkels saß, war ihre Körperachse in die Richtung $\rightarrow_1$ (Ab. 28c) eingestellt. Es kündigt sich auf diese Weise die Richtung in der die Spinne herauslaufen wird, schon während des Sitzens im Schlupfwinkelausgange an. Dasselbe wurde bei allen ähnlichen Versuchen beobachtet. Unter normalen Umständen dagegen sitzt die Spinne mit der Körperachse in der Richtung $\rightarrow_2$ (Abb. 28c) und damit in der Diagonale des Netzes.

Resultat. Aus dem zuerst besprochenen Versuch (Beispiel 1) geht hervor, daß die Spinne einen bestimmten Beuteort draußen im Netz auch dann mit großer Sicherheit wiederfindet, wenn die Beute selbst entfernt wird und infolgedessen die Spinne weder durch das Sehen noch durch das Riechen der Beute noch durch die Belastung des Netzes geleitet werden

---

[1] Daß die Spinne die im Schlupfwinkel sich befindenden Fliegenreste untersucht (eine immer wieder gemachte Beobachtung), erklärt sich wie folgt. Unter normalen Verhältnissen hält sie sich mit einer gefangenen Beute nie lange draußen im Netz auf, sondern läuft gleich mit ihr zum Schlupfwinkel. Der Komplex „gefangene Beute" ist also für die Spinne mit dem Komplex „Schlupfwinkel" eng verbunden. Es kann daher nicht wundernehmen, daß die Erinnerung an die Beute draußen im Netz gegenüber der Assoziation Gefangene Beute-Schlupfwinkel in den Hintergrund gerät. Dies tritt, wie zu erwarten, besonders dann deutlich in Erscheinung, wenn die Spinne bereits angefangen hatte, die angebundene Fliege draußen im Netz auszusaugen.

kann. Aus dem zweiten Versuch (Beispiel 2) geht weiter hervor, daß die Spinne auch nach *Verlegung* der Beute den *alten* Beuteort aufsucht und die Fliege nur durch Zufall am neuen Ort findet.

Nach dem Gesagten kann die Spinne den alten Beuteort, möge die Fliege nun an ihm liegen geblieben sein oder nicht, nur auf Grund eines *Ortsgedächtnisses* finden.

Daß optische, geruchliche und Belastungsreize beim Wiederfinden der liegengelassenen toten Fliege keine wesentliche Rolle spielen, ging auch schon aus der von mir oft gemachten Beobachtung hervor, daß eine Spinne ganz nahe an einer Fliege vorbeilaufen kann, ohne sie zu finden, vorausgesetzt, daß die Fliege sich nicht bewegt (vgl. Abb. 28b, 29b u. r.). Es sind offenbar vor allem *Tasteindrücke*, auf Grund deren die Spinne eine unbewegliche Beute schließlich als Beute erkennt.

Welche sind nun die Merkmale, die von der Spinne gedächtnismäßig festgehalten werden und die ihr die Richtung angeben, in der sich die von ihr verlassene Fliege befindet? Wir stoßen damit wieder auf die Frage, wie sich die Spinne überhaupt im Netz orientiert. Es ist die Frage, die wir in den vorigen Kapiteln untersuchten. Damals stellte sich heraus, daß beim Zurücklaufen zum Schlupfwinkel dem Gesichtssinn eine große Bedeutung zukommt und es erschien deshalb wahrscheinlich, daß auch beim Wiederfinden der verlassenen Beute optische Merkmale eine Rolle spielen würden.

Folgender Versuch beweist, daß dies auch in der Tat der Fall ist.

Versuchsreihe: Sp. Nr. XXV. 10. VIII. 1928. Abb. 29a—s.

Der Kasten mit dem Netz steht in dem S. 534 beschriebenen Versuchsraum und hat Licht von links.

Vorversuche: Nachweis des gedächtnismäßigen Wiederfindens der Beute am alten Ort. Beleuchtung unverändert.

15.48 Uhr packt die Spinne eine bei *F* (Abb. 29a) ins Netz gebrachte „Haarfliege" und versucht sie fortzutragen. Dies gelingt ihr nicht, da das Haar in *H* am Kastenrand befestigt worden ist;

15.50 Uhr wird die Spinne durch Berührung mit einem Bleistift verscheucht — sie flüchtet rasch und geraden Weges zum Schlupfwinkel zurück.

15.53 Uhr läuft sie bis zum Punkt *P* (Abb. 29a) aufs Netz heraus, 15.54 Uhr von hier weiter und mit einer Schleife zur Fliege;

15.55 Uhr läuft die Spinne mit dem abgebrochenen Kopf der Fliege ohne Umwege zum Schlupfwinkel zurück. Kurz darauf kommt sie in den Ausgang der Röhre (sie hat den Fliegenkopf im Inneren liegen gelassen);

15.57 Uhr läuft sie, wie in Abb. 29a angegeben, suchend aufs Netz heraus, ohne die Fliege zu finden. In den Schlupfwinkel zurückgekehrt, packt sie den Fliegenkopf wieder und bearbeitet ihn mit den Kiefern;

16.20 Uhr kommt die Spinne wieder in den Ausgang der Röhre, kehrt aber 16.22 Uhr wieder zu dem im Inneren des Schlupfwinkels von ihr liegengelassenen Fliegenkopf zurück und bearbeitet diesen weiter;

16.27 Uhr kommt sie in den Ausgang des Schlupfwinkels und läuft 16.32 Uhr suchend aufs Netz heraus, ohne die Fliege zu finden (Abb. 29b);

16.35 Uhr läuft sie ziemlich geraden Weges zur Fliege (Abb. 29b); dann

Licht →

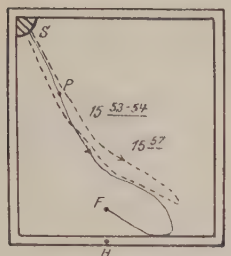


Abb. 29 a.

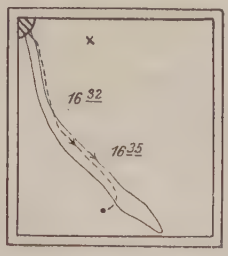


Abb. 29 b.

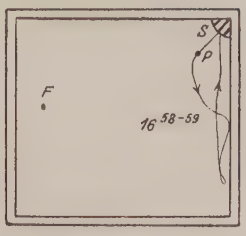


Abb. 29 c.

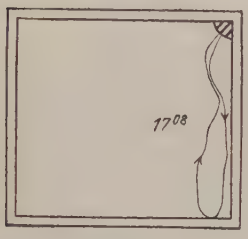


Abb. 29 d.

Abb. 29 e.

Abb. 29 f.

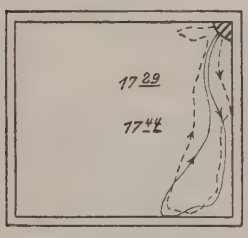


Abb. 29 g.

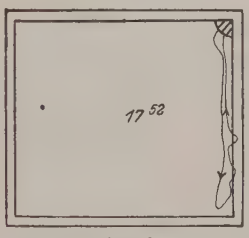


Abb. 29 h.

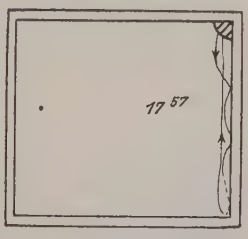


Abb. 29 i.

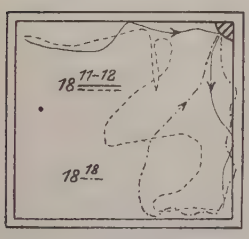


Abb. 29 j.

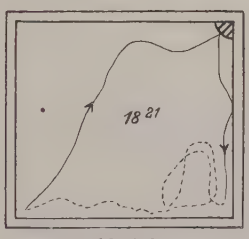


Abb. 29 k.

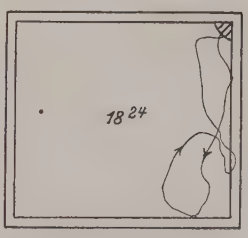


Abb. 29 l.

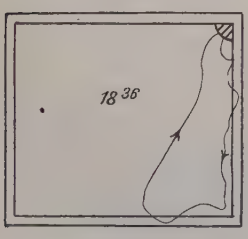


Abb. 29 m.

Abb. 29 n.

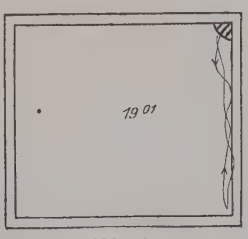


Abb. 29 o.

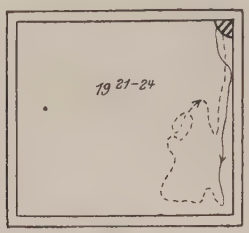


Abb. 29p.

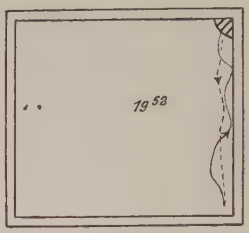


Abb. 29q.

Abb. 29r.

Abb. 29s.

Abb. 29a—s. Ortsgedächtnis und Orientierung. Suchgänge einer *Agelena* nachdem sie eine angebundene Fliege bei *F* im Netz liegen gelassen hat (Abb. 29a und b). Abb. 29c—q. Suchgänge der Spinne nachdem der Kasten um 90° gedreht worden ist. Die Spinne weicht von der ursprünglich von ihr im Netz innegehaltenen Richtung ab und die Abweichung ist der Drehung koordiniert. Abb. 29r und s. Spinngänge. *H* = Verankerungsstelle des Haares an den Kastenrand. In den Abb. 29i, j, k, p, q heißt: —— Suchgang auf der Oberseite des Netzes, - - - - Suchgang auf der Unterseite des Netzes.

(16.51 Uhr) aus irgendeinem unbekannten Grunde zu der mit einem × bezeichneten Stelle (Abb. 29b), wo sie sitzen bleibt.

Eigentliche Versuche. Jetzt, nachdem die Spinne durch ihre gut gerichteten Suchgänge bewiesen hat, daß ein Ortsengramm zustande gekommen ist, wird der *Kasten um 90° nach rechts herum gedreht*, ohne daß die Spinne dabei gestört wird. 16.54 Uhr läuft die Spinne von der Stelle, wo sie 16.51 Uhr sitzen blieb, in die Wohnröhre hinein, bis ins Innere, dann wieder zum Ausgang des Schlupfwinkels, wo sie sitzen bleibt. Die nun folgenden Suchgänge beweisen, daß die Spinne den alten Beuteort in den Vorversuchen auf Grund optischer Gedächtniseindrücke aufgesucht hat.

16.58—59 Uhr läuft die Spinne, wie in Abb. 31c angegeben ist, suchend aufs Netz heraus und zum Schlupfwinkel zurück. (Beim Punkt *P* bleibt sie eine Minute lang sitzen.)

Von 17.08—19.52 Uhr macht die Spinne 16 weitere Suchgänge, wie in den Abb. 31d—q angegeben ist. Die zwei letzten Male (19.57 und 20.14 Uhr, Abb. 29r und s) läuft das Tier spinnend aufs Netz heraus und bleibt das zweite Mal 6 Minuten lang spinnend im Netzfeld[1].

Fünf weitere Versuche, wovon vier an der gleichen Spinne Nr. XXV, verliefen ganz ähnlich wie der eben dargestellte.

[1] Das Tier spinnt neue Fangfäden, wobei es im Zickzack über das Netz läuft. Solche Spinngänge sah ich meine Versuchstiere sehr oft unternehmen, in einigen Fällen, unmittelbar nach einer Mahlzeit, in anderen Fällen auch, wenn sie mehrmals (mit einer lebenden Fliege) herausgelockt worden waren, aber immer wieder mit „leeren Klauen" zum Schlupfwinkel hatten zurückkehren müssen, da die Lockfliege jeweils im letzten Augenblick zurückgezogen wurde.

Resultat. Die Diagramme zeigen deutlich, daß die Suchgänge der Spinne nach der Drehung des Kastens in einer anderen *Netzrichtung* gehen. Sie gehen nämlich jetzt, wenigstens soweit es die Grenzen des Netzes zulassen, in derjenigen *Raum*richtung, in der *vor der Drehung* die Beute vom Schlupfwinkel aus lag. Trotzdem die Spinne in dem dargestellten Beispiel nicht weniger als 17 Suchgänge unternimmt, *vermag sie die Fliege nicht wiederzufinden.*

Es ist von besonderem Interesse, daß die Spinne ihre Suchgänge nach der Drehung in einem Netzbereich mit anderen taktilen Merkmalen ausführt. Sie stößt nach der Drehung nämlich wiederholt auf den Kartonrahmen, dem sie ursprünglich beim Hinlaufen zur liegengelassenen Beute niemals begegnet war. Trotzdem läßt sie sich in ihrer Orientierung nicht beirren. Auch diese Tatsache legt es nahe, daß sich das Tier nach Merkzeichen richtet, die von außerhalb des Netzes kommen. Es ist klar, daß auch hier, ebenso wie bei den früher (S. 534f.) beschriebenen Drehversuchen, nur optische Merkmale in Frage kommen können. Es wurden zwar keine Experimente unter Ausschließung einer optischen Orientierungsmöglichkeit durchgeführt, aber ich glaube nach allen früheren Ausführungen zu der Annahme berechtigt zu sein, daß die Spinne sich auch hier nach optischen Eindrücken richtete.

Daß aber auch für das Wiederfinden einer im Netz liegengelassenen Beute, wie für das Wiederfinden des Schlupfwinkels, die Formverhältnisse des Netzes selbst als Hilfsmittel zur Orientierung dienen *können*, beweisen die im folgenden zu besprechenden Versuche an einem geblendeten Tier.

Das Versuchstier Nr. XV wurde zunächst (als es noch funktionstüchtige Augen besaß, zu Versuchen verwendet, wie sie oben (S. 578f.) geschildert wurden. Nachdem es so den Besitz eines guten Ortsgedächtnisses nachgewiesen hatte, wurde es am 3. VIII. 1927 durch Lackieren des Augenfeldes geblendet (Methodik vgl. S. 540) und dann wieder in sein Netz gesetzt. Am 21. VIII. wird folgender Versuch mit ihm vorgenommen.

9.08 Uhr wird bei *F* (Abb. 30a) eine lebende angebundene Fliege ins Netz geworfen und das Haar beim *H* am Kartonrahmen verankert — die Spinne kommt sogleich, packt die Fliege und versucht sie fortzutragen;

9.14 Uhr läuft sie aus unbekanntem Grunde geraden Weges zum Schlupfwinkel zurück und läßt die Fliege draußen im Netz liegen; im Schlupfwinkel angelangt, fängt die Spinne an, diesen abzusuchen, läuft die Röhre tastend auf und ab, um

9.15 Uhr, wie in der Abb. 30a angegeben, direkt zu der Fliege zu laufen, die inzwischen unbeweglich geworden war. Die Spinne packt die Beute und sucht sie wieder fortzuziehen;

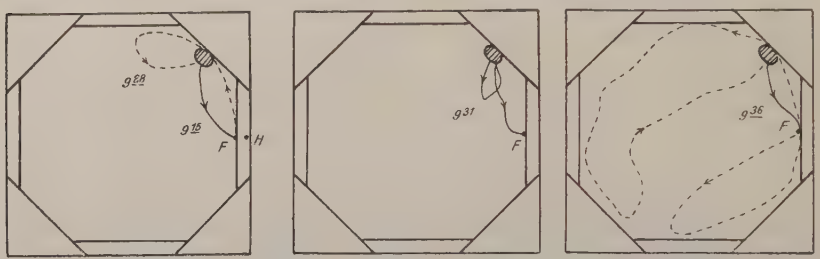
9.25 Uhr fängt sie an, die Fliege mit den Kiefern zu bearbeiten und versucht zwischendurch immer wieder, ihre Beute fortzutragen;

9.28 Uhr bricht der Thorax der Fliege, an den die Spinne zieht, vom an-

gebundenen Abdomen ab und sie läuft mit ihm auf einem Umweg (Abb. 30a) zum Schlupfwinkel. Sie bleibt im Eingange zur Röhre sitzen, der Kopf vom Netz weggekehrt und bearbeitet ihre „Beute" mit den Kiefern;

9.30 Uhr wird ihr der Brocken mit einer Pinzette weggenommen — die Spinne flüchtet ins Innere des Schlupfwinkels, wo sie sitzen bleibt, den Kopf vom Netz abgewendet;

9.31 Uhr läuft sie suchend aus der Wohnröhre eine kurze Strecke aufs Netz heraus und zurück zum Schlupfwinkel (Abb. 30b); gleich darauf kommt sie wieder aufs Netz, läuft zu dem noch am Haar hängenden Abdomen der Fliege (Abb. 30b) und arbeitet wieder an ihm herum, bis 9.35 Uhr, dann läuft sie ohne Umwege zum Schlupfwinkel und bleibt in Abwartestellung in dessen Ausgang sitzen;



a b c

Abb. 30a—c. Rückkehr einer „geblendeten" *Agelena* zu einer bei *F* im Netz zurückgelassenen Beute und Suchgänge derselben Spinne. *H* = Verankerungsstelle des Haares.

9.36 Uhr läuft sie auf direktem Wege wieder zum Fliegenabdomen (Abb. 30c), bearbeitet es ganz kurz mit den Kiefern; dann läuft sie suchend weiter (der Fliegenrest am Haar scheint die Spinne nur wenig zu interessieren) und schließlich zum Schlupfwinkel zurück, wo sie in Abwartestellung sitzen bleibt. (Der weitere Verlauf des Versuches wurde durch das Hineingeraten einer lebenden Fliege ins Netz getrübt und ist für uns ohne Interesse.)

Ein weiterer Versuch bei der gleichen Anordnung verlief ähnlich wie der hier dargestellte.

Resultat. Die Spinne kann, auch *ohne daß optische Merkmale dabei eine Rolle spielen,* sich an einen bestimmten Ort im Netz erinnern bzw. eine von ihr verlassenen Beute mit großer Sicherheit wiederfinden. Dabei muß sie sich nach den Eigenschaften des Netzes selbst orientieren. Über diese Orientierung können wir, da Tatsachen fehlen, nur folgende Vermutungen äußern.

Wir haben auf S. 567f. Experimente beschrieben, die zeigten, daß die Spinne das Gefälle der Netzfläche zur Orientierung ausnützen kann. Dies mag auch hier als Orientierungsmittel in Frage kommen. Außerdem dürfte das Schlupfwinkelgespinst an seinem Übergang ins Netz morphologische Verschiedenheiten aufweisen, die, so gering sie auch sein mögen, von der Spinne als Merkzeichen mit der Beuterichtung in Beziehung gesetzt werden könnten.

Endlich hat die Schlupfwinkelröhre zum Netz eine bestimmte, für jeden Fall konstante Achsenrichtung. Überdies stellt sich die Spinne

wenn sie in der Lauerstellung vor der Wohnröhre sitzt in die Netzdiagonale ein. Diese konstante Achsen könnten mit der Richtung, in der die Spinne die liegen gelassene Beute zu suchen hat, assoziiert werden.

C. Zahl der Suchexkursionen und Dauer der Suchreaktion.

Wie lange bleibt die Erinnerung an eine liegen gelassene oder verloren gegangene Beute in der Spinne wirksam? Darüber kann uns die Zeit Auskunft geben, während der nach dieser Beute gesucht wird. Allerdings läßt diese Zeit nur erkennen, wie lange die Erinnerung gegenüber dem vergeblichen Suchen noch wirksam ist. Ob das Engramm nachher noch weiter besteht, wissen wir nicht.

Baltzer hat bei der Kreuzspinne gefunden, daß Suchgänge noch bis 47 Minuten nach der Wegnahme der Beute ausgeführt wurden (1923, S. 176). Dabei ist freilich nicht klar, inwiefern es sich um ein wirkliches Ortsgedächtnis oder um eine „Reizsuchung" (nach Brun 1914, S. 36f.) handelt, denn die Kreuzspinne sucht meistens nicht an der Fangstelle selbst. Für *Agelena* dagegen konnte, wie wir gesehen haben, ein typisches Ortsgedächtnis nachgewiesen werden, und es ergaben sich hier folgende Beträge für die Dauer der nach dem Fangort gerichteten Suchreaktion.

Im S. 578f. besprochenen Experiment lief die Spinne (Nr. XIX) nachdem die Fliege aus dem Netz entfernt worden war noch 5mal aufs Netz heraus; 4mal in der Richtung der Stelle, wo die Fliege gelegen hatte, das letzte Mal in einer anderen Richtung[1]. Erst $1^1/_2$ Stunde nachdem die Fliege aus dem Netz entfernt worden war, stellte die Spinne ihre Suchexkursionen ein. In einem anderen Versuch läuft die gleiche Spinne nach Entfernung der Fliege noch 3mal in der Richtung des Beuteortes heraus. Die letzte Suchexkursion unternimmt sie $1^2/_3$ Stunde nachdem die Fliege entfernt wurde. In einem dritten Experiment (Spinne Nr. XV) wurden nach Entfernung der Fliege noch sechs Exkursionen nach der Fangstelle unternommen, die letzte $1^1/_3$ Stunde nach Entfernung der Fliege.

In allen diesen drei Versuchen hört also die Suchreaktion ungefähr nach derselben Zeitdauer auf. Dagegen ist die Anzahl der Exkursionen verschieden. Sowohl die Dauer der Suchreaktion wie auch die Zahl der Suchgänge kann aber erheblich größer sein. Bei dem Seite 582f. geschilderten Drehversuch machte die Spinne 17 Suchgänge, alle gut nach dem Beuteplatz gerichtet. Den letzten Suchgang unternimmt sie 3 Stunden

[1] Daß die Spinne ihre Suchgänge allmählich über einen größeren Netzbereich ausdehnt, wurde auch noch in einem anderen Falle beobachtet (vgl. den S. 580 f. wiedergegebenen Versuch). Es gibt für diese Tatsache zwei Erklärungsmöglichkeiten. Entweder: Die Spinne dehnt ihre Suchgänge aus, weil das genaue Ortsengramm allmählich schwächer wird oder die Spinne sucht nur deshalb einen größeren Netzbereich ab, weil sie den alten Beuteort immer wieder „leer" findet.

nach dem Verlust der Beute. Sie macht dann noch zwei Spinngänge, *die zunächst wieder nach der alten Suchrichtung gehen.* Der letzte Spinngang wird $3\,^1/_2$ Stunden nach dem Verlust der Beute unternommen. Die Spinne Nr. XV machte in einem Fall nach Entfernung der Fliege innerhalb 55 Minuten 13 Suchgänge (welche alle nach der Fangstelle gingen). Nach der 13. Suchexkursion wurde die Spinne durch eine übers Netz surrende Fliege alarmiert, wodurch der weitere Verlauf des Versuchs getrübt wurde. Sie kam noch 4mal hervor, jetzt aber ohne die Fangstelle zu bevorzugen. Letzter Suchgang $1\,^1/_3$ Stunde nach Versuchsbeginn.

D. Störung des Ortsgedächtnisses durch verschiedene Zwischenhandlungen.

a) Die Spinne wird durch eine übers Netz schwirrende Fliege gestört.

Wir sahen, daß die Suchexkursionen der Spinne Nr. XV im besprochenen Versuch vom richtigen Weg abwichen, nachdem die Spinne durch eine übers Netz surrende Fliege alarmiert worden war. Wahrscheinlich wurde, auch wenn die Fliege das Netz nicht berührte (was feststeht), durch diese Fliege das Netz erschüttert. Der neue Reiz hat hier entweder das Ortsgedächtnis gestört, oder das Interesse der Spinne auf die Stelle gelenkt, von wo die alarmierenden Erschütterungen des Netzes kamen. Denn die Abweichung ging gerade nach dieser Richtung.

b) Die Spinne wird von der angebundenen Fliege fortgelockt.

1. Während die Spinne an einer angebundenen Fliege im Netzfeld arbeitet, wird an einer anderen Stelle des Netzes mit einer lebenden Fliege gelockt. Bevor die herbeieilende Spinne die Lockstelle erreicht hat, wird die Lockfliege zurückgezogen. Die Spinne bleibt dann an der Lockstelle kurz sitzen, und läuft darauf rasch zum Schlupfwinkel um *erst von hier aus* zur angebundenen Fliege zurückzukehren. Ich habe dieses Experiment im ganzen 5mal vorgenommen, immer mit dem gleichen Erfolg. Es sei hier eine dieser Versuchsreihen ausführlich wiedergegeben.

Sp. Nr. XV. 27. VII. 1927. Abb. 31a—c.

Es wird eine angebundene lebende Fliege bei *F* (Abb. 31a) ins Netz geworfen und das Haar bei *H* verankert;

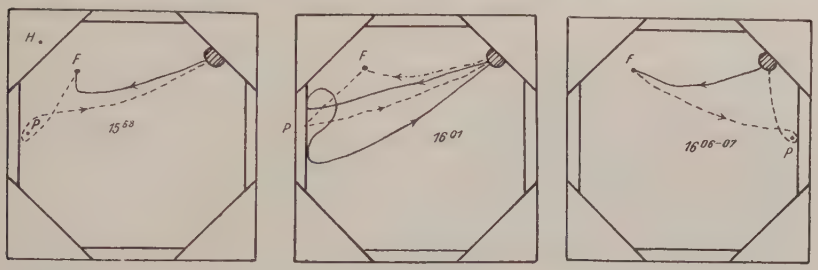
15.50 Uhr packt die Spinne die Fliege und versucht sie fortzutragen; dann bearbeitet sie das Haar mit den Kiefern;

15.54 Uhr stößt der Beobachter an den Tisch an, worauf die Spinne zum Schlupfwinkel flüchtet. Sie kommt aber gleich wieder hervor und kehrt ohne Umwege zur unbeweglichen Fliege zurück;

15.58 Uhr wird beim Punkt *P* (Abb. 31a) mit einer lebenden Fliege gelockt. Die Spinne kommt längs ---, bleibt bei *P* einige Sekunden sitzen und läuft dann ziemlich gerade zum Schlupfwinkel zurück. Sie bleibt ganz kurz im Eingang desselben in Abwartestellung sitzen und kehrt dann auf ziemlich geradem Wege (Abb. 31a) zur Fliege zurück, packt sie und versucht sie fortzutragen;

16.01 Uhr wird wieder bei *P* gelockt. Die Spinne kommt längs --- (Abb. 31b)

zu der Lockstelle und läuft gleich weiter bis in den Schlupfwinkeleingang. Hier kehrt sie sofort wieder um und läuft längs — aufs Netz heraus und zurück zum Schlupfwinkeleingang, wo sie einige Sekunden in Abwartestellung sitzen bleibt. Dann läuft sie längs —·—·— zur Fliege, packt sie und zieht (Abb. 31b);



a b c

Abb. 31a — c. Eine *Agelena* wird von einer bei *F* sich befindenden angebundenen Fliege zu *P* fortgelockt. Die Rückkehr zur angebundenen Fliege erfolgt immer mit dem Umweg über den Schlupfwinkel. *H* = Verankerungsstelle des Haares.

16.06 Uhr wird bei einem anderen Punkt *P* (Abb. 31c) gelockt. Die Spinne kommt direkt zur Lockstelle und bleibt hier bis 16.07 Uhr sitzen. Dann läuft sie auf geradem Wege zum Schlupfwinkel zurück um aber gleich wieder umzukehren und abermals geraden Weges zur Fliege zurückzukehren. Sie packt sie und zieht.

Resultat. Durch das Fortlocken von der angebundenen Fliege wird weder die Erinnerung an die verlassene Beute, noch das Ortsengramm gestört. Das zeigen die beiden Wege von 16.01 Uhr und 16.07 Uhr. Bemerkenswert aber ist außerdem die Tatsache, daß die Spinne von irgendeiner anderen Netzstelle *immer zuerst zum Schlupfwinkel läuft, bevor sie zur liegen gelassenen Beute zurückkehrt.* Es gibt für diese Tatsache mehrere Erklärungsmöglichkeiten. Erste Möglichkeit: die Spinne ist nur vom Schlupfwinkel aus imstande einen bestimmten von ihr verlassenen Ort wiederzufinden. Das Ortsgedächtnis wäre dann also ganz auf den Schlupfwinkel als Ausgangspunkt eingestellt.

Zweite Möglichkeit: der Komplex „im Netz gelassene Beute" könnte zunächst durch den im Normalleben wichtigen Komplex „im Schlupfwinkel gelassene Beute" verdrängt werden. Gegen die Richtigkeit dieser zweiten Erklärung für das Ergebnis *der geschilderten Versuche* spricht aber der Umstand, daß die Spinne in allen diesen Fällen den Schlupfwinkel nicht absuchte, sondern in demselben angelangt, sogleich zur angebundenen Fliege weiterlief. Dritte Möglichkeit: die zwischengeschaltete Rückkehr zum Schlupfwinkel wäre als ein gewohnheitsmäßiger Rückweg aufzufassen, indem durch den neuen Ort im freien Netzfeld die Erinnerung an die eben verlassene Netzbeute vorübergehend verdrängt wird. Das Verhalten der Spinne beim normalen Beutefang läßt es mir wahrscheinlich erscheinen, daß diese dritte Möglichkeit in den besprochenen Versuchen in der Tat eine Rolle spielt. Niemals hält die Spinne sich bei der Jagd lange draußen im Netz auf, sondern

läuft immer, gleichgültig ob sie die Beute erwischt hat oder nicht, zum Schlupfwinkel zurück.

2. Während die Spinne damit beschäftigt ist, eine angebundene Fliege zu bearbeiten, wird eine *Drosophila* ins Netz geworfen.

Beispiel. Sp. Nr. XV (Augen durch eine Lackkappe ausgeschaltet). 26. VIII. 1927. Abb. 32.

Es wird eine angebundene lebende Fliege ins Netz gebracht und das Haar bei *H* am Kastenrand befestigt (Abb. 32);

10.43 Uhr wird die Fliege von der Spinne gepackt, die ihre Beute fortzutragen sucht;

11.02 Uhr wird bei *D* (Abb. 32) eine *Drosophila* ins Netz geworfen — die Spinne läuft von *F* direkt nach *D*, packt die neue Beute und trägt sie in den Schlupfwinkel (Wege nicht eingezeichnet);

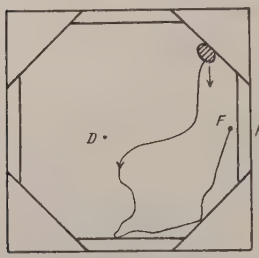


Abb. 32. Einer *Agelena*, die bei *F* eine angebundene Fliege bearbeitet, wird bei *D* eine zweite, freie Beute ins Netz geworfen. Diese wird von der Spinne gepackt und im Schlupfwinkel ausgesogen. Dann Rückkehr der Spinne zu der von ihr verlassenen angebundenen Fliege. *H* = Verankerungsstelle des Haares.

11.10 Uhr hat sie ihre Beute verarbeitet und deponiert die Reste dort wo sie sitzt, auf dem Boden der Röhre. Dann läuft sie zum Schlupfwinkelausgang, in der Richtung → (Abb. 32), kehrt aber gleich wieder zu den Resten der *Drosophila* zurück. Sie packt diese und trägt sie ganz ins Innere des Schlupfwinkels, um sie hier fallen zu lassen. Dann läuft sie zum Schlupfwinkel heraus und mit einer großen Suchschleife (Abb. 32) zur angebundenen Fliege, packt sie und zieht;

11.16 Uhr löst sich der Kopf der Fliege, welchen die Spinne zwischen den Kiefern hält, vom angebundenen Thorax los und die Spinne läuft mit ihm in den Schlupfwinkel. (Der weitere Verlauf des Versuches ist für uns an dieser Stelle nicht von Interesse.)

Resultat. Aus dem dargestellten Versuch sehen wir: Erstens, daß das Fangen und Verarbeiten einer zweiten Beute die Erinnerung an die angegebundene Fliege nicht verdrängt hat. Wahrscheinlich bleibt auch das Ortsengramm erhalten, wenn auch nur ziemlich schwach (die Richtung der Suchschleife ist dem Beuteort genähert).

In dem Aufbewahren der Erinnerung über eine begonnene Handlung hinaus stimmt *Agelena* mit *Epeira* und Verwandten überein (Baltzer 1923, S. 184f.). Wenn sich z. B. ins Netz einer Kreuzspinne eine Fliege verfängt, während die Spinne gerade eine früher gemachte Beute aussaugt, so läßt die Spinne ihre Mahlzeit im Stich, stürzt zur neuen Beute, wickelt sie ein, läßt sie aber (fast immer) am Beuteplatz im Netz draußen hängen. Erst später wird sie eingeholt. Wir haben hier, und zwar unter normalen biologischen Verhältnissen eine Erinnerung, die sich wie bei *Agelena* über eine zwischengeschaltete Handlung hinaus erhält.

E. Zusammenfassung der Gedächtnisversuche.

1. *Agelena* kehrt vom Schlupfwinkel aus zu einer im Netz zurückgelassenen Beute spontan auf ziemlich geradem Wege zurück. Es han-

delt sich bei diesem Wiederfinden nicht um eine direkte Wahrnehmung des liegen gelassenen Objekts oder des Fangplatzes, sondern um die Leistung eines echten Ortsgedächtnisses. In der einen Versuchsreihe (S. 578f.) wurde die Beute aus dem Netz entfernt. Die Spinne kehrte zunächst mit fast geraden Suchgängen an den alten Beuteort zurück. In einer anderen Versuchsreihe (S. 580f.) wurde die Beute nicht entfernt, sondern an eine andere Stelle des Netzes verlegt. Auch hier kehrt die Spinne zunächst mit fast geraden Suchgängen an den alten Beuteort zurück. Diese Suchschleifen können allmählich über einen größeren Netzbereich erweitert werden und dann kann die Spinne die verlegte Beute durch Zufall finden.

Eine dritte Versuchsreihe (S. 582f.) zeigt, daß das Ortsengramm des Beuteplatzes auf Grund von optischen Sinneseindrücken gebildet wird. Wird das Netz gedreht und werden damit die Beleuchtungsverhältnisse für die Spinne geändert, so geht sie bei der Suche nach der liegen gelassenen Beute entsprechend der Beleuchtungsänderung in falscher Richtung.

In vielen Fällen kündigt sich die Richtung der Suchgänge schon durch die Stellung der Spinne im Schlupfwinkelausgang an, indem sie ihren Vorderkörper nach der Fangstelle richtet (S. 581).

2. Die Engramme des Fangplatzes, wo die Fliege liegen geblieben ist, können sehr schnell, schon während *eines* Beutebesuches, gebildet werden und bleiben einige Stunden (beobachtet 3 Stunden) wirksam (S. 587).

3. Wird eine Spinne von einer ersten Beute zu einer anderen Stelle des Netzes weggelockt (ohne Fütterung), oder wird ihr dort eine neue Beute gegeben, so wird dadurch das Ortsengramm der *ersten* Beute nicht gestört; die Spinne kehrt aber niemals von der Lockstelle zur ersten Beute zurück, sondern macht immer den Umweg über den Schlupfwinkel (S. 589).

Allgemeine Zusammenfassung.

Im ersten Abschnitt der vorliegenden Arbeit wurden die Orientierungsmittel untersucht, mit deren Hilfe die Trichterspinne *Agelena labyrinthica* (Cl.) im Netz ihren Rückweg vom Beuteort zum Schlupfwinkel findet.

1. *Optische Orientierung.* Die Spinne benützt zur Heimkehr optische Merkmale *außerhalb des Netzes.* Solche Merkmale sind: seitliche Beleuchtung, helle und dunkle Gegenstände außerhalb des Netzes. Man kann die Spinne auf solche optische Bedingungen dressieren. Ändert man dann diese Bedingungen, so geht die Spinne beim Rückweg in die Irre. Dies wird durch Versuche mit Drehung des Netzes, durch Experimente mit zwei umschaltbaren Lampen und durch Schirmversuche bewiesen.

a) *Drehexperimente.* Wird der Kasten in der horizontalen Ebene um einen bestimmten Winkel gedreht und werden damit die Beleuchtungs-

verhältnisse für die Spinne verschoben, so geht sie entsprechend der Beleuchtungsänderung in die Irre und sucht den Schlupfwinkel an einem falschen Ort (S. 534f.). Bei Deckenbeleuchtung reagieren die Spinnen nicht auf die Drehung (S. 537f.) und dasselbe gilt für geblendete Spinnen (S. 540f.).

b) *Versuche mit opponierten, umschaltbaren Lampen.* Wird das Licht von der einen auf die andere Lampe umgeschaltet, so findet die Spinne den Rückweg zum Schlupfwinkel nicht mehr, sie geht entsprechend der neuen Lage der Lichtquelle fehl (S. 543f.).

c) *Schirmversuche.* Auf Verschiebung eines Schirmes — es kamen ein weißer und ein schwarzer Schirm zur Verwendung — von einer bestimmten Kastenseite nach einer anderen reagiert die Spinne indem sie entsprechend in die Irre geht und den Schlupfwinkel an einer falschen Stelle sucht (S. 548f.).

Auf einer *negativen Phototaxis* beruht wahrscheinlich die in einigen Fällen (S. 557) beobachtete Neigung der Spinne einem dunklen Schirm nachzulaufen, ohne daß diese Reaktion mit der ursprünglichen relativen Lage von Schlupfwinkel und Schirm koordiniert gewesen wäre.

2. *Kinästhetische Orientierung.* Sie spielt eine Rolle in den Fällen, wo Hin- und Rücklauf in fast gerader und entgegengesetzter Richtung gehen und zusammen eine ununterbrochene Handlung bilden. Es ist dies namentlich beim Fang kleinerer Beuteobjekte oft der Fall. Die Spinne dreht sich am Fangplatz reflexartig um 180^0 und läuft dann geradeaus. Gegenüber dieser kinästhetischen Orientierung tritt die optische oft zunächst in den Hintergrund, wie durch Drehversuche gezeigt wurde (S. 573). Wird das Netz gedreht, so läuft die Spinne vom Fangplatz her zunächst eine Strecke weit richtig gegen den Schlupfwinkel und geht *dann erst* zur optischen Orientierung über, die sie naturgemäß in die Irre führen muß.

3. *Orientierung nach Schwereeindrücken* (*Barästhesie*). Sie wird durch die spezifische Form des Netzes ermöglicht. Ihre Bedeutung wurde auf Grund von Kippversuchen mit Änderung des Netzgefälles geprüft. Für Tiere mit normaler optischer Orientierung konnte keine Orientierung nach Schwereeindrücken nachgewiesen werden. Optische Orientierung und Kinästhesie sind hier allein maßgebend. Bei geblendeten Spinnen dagegen konnte *wohl* eine Desorientierung infolge Änderung des Netzgefälles beobachtet werden (S. 569f.).

4. *Tastsinn.* Dieser spielt wahrscheinlich in denjenigen Fällen eine Rolle, wo sich die Spinne infolge der speziellen Versuchsanordnung weder optisch, noch mit Hilfe kinästhetischer oder barästhetischer Eindrücke orientieren kann (S. 574), doch ist die Zahl der Versuche noch zu gering um hierüber Aufschluß geben zu können.

5. Kinästhetische, barästhetische und eventuell auch Tastreize

können zusammen für die Orientierung vollkommen ausreichen: eine blinde Spinne orientiert sich in ihrem Netz mit fast ebenso großer Sicherheit wie eine sehende Spinne.

6. Für die Resultate der Gedächtnisversuche siehe die Zusammenfassung auf S. 590—591.

Literaturverzeichnis.

Baltzer, F. (1923): Beiträge zur Sinnesphysiologie und Psychologie der Webespinnen. Mitt. naturforsch. Ges. Bern. — **Bartels, M.** und **Baltzer, F.** (1928): Über Orientierung und Ortsgedächtnis der Netzspinne *Agelena labyrinthica*. Rev. suisse Zool. **35**. — **Bösenberg, W.** (1901—1903): Die Spinnen Deutschlands. Zoologica **14**. Stuttgart. — **Brun, R.** (1914): Die Raumorientierung der Ameisen und das Orientierungsproblem im allgemeinen. Jena: Gustav Fischer. — (1922): Psychologische Forschungen an Ameisen. Abderhaldens Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. VI, Teil D, H. 2. — **Buddenbrock, W. von** (1924): Grundriß der vergleichenden Physiologie. Berlin: Gebrüder Borntträger. — **Fabre, J. H.** (1923): Souvenirs entomologiques. IX. s., Ed. défin. ill. Paris: Delagrave. — **Gerhardt, U.** (1923): *Araneina*, echte Spinnen. In: Biologie der Tiere Deutschlands. Berlin: Gebrüder Borntträger. — **Grünbaum, A. A.** (1927): Über das Verhalten der Spinne (*Epeira diademata*), besonders gegenüber vibratorischen Reizen. Psychol. Forschg **9**. — **Forel, A.** (1910): Das Sinnesleben der Insekten. München: E. Reinhardt. — **Homann, H.** (1928): Beiträge zur Physiologie der Spinnenaugen. Z. vergl. Physiol. **7**. — **Lubbock, J.** (1883): Ameisen, Bienen und Wespen. Leipzig: F. A. Brockhaus. — **McCook, H. C.** (1890): American Spiders and their spinningwork (3 Bände). Philadelphia. — **Meyer, E.** (1928): Neue sinnesbiologische Beobachtungen an Spinnen. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **12**. — **Montgomery, Th. M.** (1908): Further Studies on the activities of araneads. Amer. Naturalist **42**. — **Müller, R.** (1928): Diskussion zu Bartels, M. und Baltzer, F. Rev. suisse Zool. **35**. — **Peckham, G.** and **E.** (1894): The sense of sight in Spiders with some observations on the colour sense. Trans. Wisconsin Acad. **10**. — **Rabaud, E.** (1921): Recherches expérimentales sur le comportement de diverses Araignées. L'année psychologique **22**. — **Scheuring, L.** (1914): Die Augen der Arachnoideen. II. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **37**. — **Simon, E.** (1892—1903): Histoire naturelle des Araignées (2 Bände). Paris. — **Widmann, E.** (1908): Über den feineren Bau der Augen einiger Spinnen. Z. Zool. **90**.